N° d'ordre :
5222
SÉRIE A, N° 4372

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Danielle SCHEIDECKER

PREMIÈRE THÈSE

Recherches sur la nutrition minérale de la tomate « Groseille rouge »
Etude d'une carence induite

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la faculté

Soutenues le 6.1.65 devant la Commission d'examen :

MM. CHOUARD — *Président*

ULRICH
HELLER
LAVOLLAY
} *Examinateurs*

N· d'ordre :
5222
SÉRIE A, N· 4372

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Danielle SCHEIDECKER

PREMIÈRE THÈSE

Recherches sur la nutrition minérale de la tomate « Groseille rouge »

Etude d'une carence induite

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la faculté

Soutenues le devant la Commission d'examen :

MM. CHOUARD *Président*

ULRICH
HELLER
LAVOLLAY } *Examinateurs*

PROFESSEURS

Doyen.....M. ZAMANSKY

MM.	G. JULIA	T Analyse supérieure & algèbre supérieure
	PRENANT	T Anatomie et Histologie comparée
	GRASSE	T Evolution des êtres organisés
	PREVOST	T Chimie organique
	WYART	T Minérolo & Cristal.
	TEISSIER	T Zoologie
	MANGENOT	T Biol. Végét. (Orsay)
	AUGER	T Physique quantique et relativité
	MONNIER	T Physiologie générale
	PIVETEAU	T Paléontologie
	ROCARD	T Physique (ENS)
	CARTAN	T Mathématiques (ENS)
	LAFFITTE	T Chimie générale
	FAVARD	T Géométrie supérieure
	COULOMB	T Physique du globe
Mlle	COUSIN	T Biol. animale (SPCN)
	CHRETIEN	T Chimie minérale
	DRACH	T Zoologie
	KASTLER	T Physique ENS
	EPHRUSSI	T Génétique
	RIVIERE	T Géol. SPCN & Sédimentologie (Orsay)
	GAUTHERET	T Biologie Vég. (PCB)
	R. LUCAS	T Recherches Physiques
	A. THOMAS	T Biologie cellulaire
	ARNULF	T Optique appliquée
	MORAND	T Physique Enseignement
	SOLEILLET	T Physique (PCB)
	FORTIER	T Mécanique Exp. des Fluides
	PETIT	T Biologie maritime
	QUENEY	T Météor. & dynamique atmosphérique
	GALLIEN	T Embryologie
	EICHHORN	T Botanique
	DE CUGNAC	T Biologie Vég. (SPCN)
Mlle	CAUCHOIS	T Chimie Physique
	THELLIER	T Physique du globe
	L'HERITIER	T Biol. générale (Orsay)
	GRIVET	T Radioélectricité (Orsay)
	PONCIN	T Mécanique générale
	DUBREIL	T Arithm. & Théorie des Nombres
	QUELET	T Chimie organique
	CAGNIARD	T Géophysique appliquée
	CHAMPETIER	T Chimie macromolécul.
	CUVILLIER	T Micropaléontologie
	JUNG	T Géologie
	TRILLAT	T Miscroscopie et diffraction électro.
	WIEMANN	T Chimie organ. & struc.
	JACQUINOT	T Spectroscopie & Phys. céleste (Orsay)
	VASSY	T Physique de l'Atmosph.
	DESTOUCHES	T Théories Physiques
	AMIEL	T Chimie générale
	HOCART	T Minéralo & Cristallo.
	J.P. MATHIEU	T Physique Optique
	COUTEAUX	T Cytologie
	MAY	T Zoologie (Orsay)
	CHOQUET	T Théorie des fonctions et Topologie
	FELDMANN	T Biologie végét. marine
	GUINIER	T Physique des Solides (Orsay)
	JOST	T Physiologie comparée
	FORTET	T Calcul des Probabilité et Phys. mathémat.
	SCHWARTZ	T Calcul diff. & Intégral
	CHOUARD	T Physiologie végétale
	MALAVARD	T Aviation (Tech. Aéron.)
	BRELOT	T Calcul diff. & Intégr.
	NORMANT	T Synthèse organique
	BENARD	T Chimie minérale
	BUVAT	T Botanique (ENS)
	DUGUE	T Statistiques Mathém.
	SOULAIRAC	T Psychophysiologie
	ULRICH	T Physiol. Vég. Appliq.
	MARECHAL	T Optique théor. & Appli.
	KIRRMANN	T Théories chimiques
	CHADEFAUD	T Botanique
Mlle	LE BRETON	T Physiol. de la Nutrit.
	LELONG	T Application de l'analyse à la géométrie
	DEVILLERS	T Anatomie & Hist. Compar.
	EHRESMANN	T Topologie Algébrique
	FRANCON	T Physique (SPCN)
	GLANGEAUD	T Géographie Phys. & Géol.
	GODEMENT	T Mathématiques (MGP)
	PISOT	T Tech. Math. de la Phys.
	ROCH	T Géologie
	SCHATZMANN	T Astrophysique
	TERMIER	T Géologie générale
	ZAMANSKY	T Mathématiques générales
	LENNUIER	T Physique (MGP)
	RIZET	T Génétique (Orsay)
	ROUTHIER	T Géologie appliquée
Mme	TONNELAT	T Physique théorique
	DIXMIER	T Mathématiques (MPC)
	SOUCHAY	T Chimie générale
	AIGRAIN	T Electrotechnique générale
	BRUSSET	T Chimie systématique
	M. IEVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay)
Mme	CHAIX	T Chimie biologique
Mme	HUREL-PY	T Biologie végét. (PCB)
	PIAUX	T Chimie (MPC)
	BRUN	T Mécanique théorique des fluides
	LEDERER	T Chimie biolog. (Orsay)
Mme	DUBREIL	T Mathématiques (Agrég.)
Mme	LELONG	T Mathématiques II (ENS)
	BELLAIR	T Géologie (SPCN)
	COTTE	T Physique électricité
	J.E. DUBOIS	T Chimie organique
	LAMOTTE	T Zoologie (ENS)
	A. MICHEL	T Chimie minérale (Orsay)
	OLMER	T Energétique générale
	ROUAULT	T Electricité (Orsay)
	GAUTHIER	T Mécanique appliquée
	BARCHEWITZ	T Chimie Physique
	BROSSEL	T Physique atomique
	BUSER	T Physiologie comparée
	CAMUS	T Physiologie Vég. (Orsay)
	CASTAING	T Physique II Thermo (Orsay)
	CURIEN	T Minéralo & cristallo.
	MOYSE	T Physiol. Végét. (Orsay)
	NOIROT	T Evolution des Etres Org.
	PANNETIER	T Chimie générale
	POSSOMPES	T Zoologie
	PULLMANN	T Chimie quantique
	TEILLAC	T Physique Nucl. & Radioactivité (Orsay)
	TONNELAT	T Biol. Physico-chim (Orsay)
	VILLE	T Econométrie
	WILLEMART	T Chimie PCB
	DODE	T Chimie (Orsay)
	FREYMANN	T Rechercnes Physiques
MM	GUINOCHET	T Biol. Vég. SPCN (Orsay)
	ROLLET	T Chimie minérale
Mlle	JOSIEN	T Chimie SPCN
	CHEVALLEY	T Géométrie algéb. et théorie des groupes
	ARNOULT	T Electronique (Orsay)
	CHAPELLE	T Physique I (Orsay)
	DELANGE	T Mathématiques I (Orsay)
	DENY	T Mathématique Géné (Orsay)
	GERMAIN	T Mécanique théor. des fluides
	G. LUCAS	T Géologie
	ALLARD	T Chimie Physique
	BERTHELOT	T Phys. des particules Fondamentales (Orsay)
	BRICARD	T Météor. et Physique de l'Atmosphère
Mme	ALBE-FESSARD	T Psycho-physiol.
	FRIEDEL	T Physique des solides (Orsay)
	M. JULIA	T Etudes des Molécules complexes
	LENDER	T Biol. Animale SPCN- (Orsay)
	MAGAT	T Physico-Chimie des radioéléments
Mlle	QUINTIN	T Electrochimie
	MONOD	T Chimie du métabolisme
	BENOIT	T Physiol. animale (Orsay)
	DE POSSEL	T Analyse numérique
	CHARLOT	T Chimie analytique
	LEMEE	T Ecologie Vég. (Orsay)
	GUERIN	T Chimie MPC (Orsay)
	M. CHATELET	T Chimie PCB
	JEAN	T Physique Nucl. (Orsay)
	MATTLER	T physique SPCN
	BERGERARD	T Zoologie (Orsay)
	BERTEIN	T Electronique (Orsay)
	BOUISSIERES	T Radiochimie
Mme	COUTURE	T Thermo & Méca. Physique
	ELLENBERGER	T Géologie des grandes régions du globe
	FRANC	T Biologie animale PCB
	SCHNELL	Botanique tropicale
	STOLKOWSKI	T Physiologie végétale
	ACHER	T Chimie Biologique
	BAUDOIN	Biologie animale PCB
	BEAUMONT	Biologie animale SPCN
	BLAMONT	T Géophysique-ionosphère
	BOURREAU	T Botanique
	D. CURIE	Physique MGP
	DURAND-DELGA	T Géologie
	FREON	T Chimie organique (Orsay)
	HELLER	T Physiol. végétale
	TORTRAT	T Calcul des Probabilités
	CAILLEUX	T Géologie (SPCN)
	MAGNAN	T Physique SPCN
	DAUDEL	T Mécanique ondulatoire appli. à la chimie Théor. & à la Phys. Nucléaire.
		Biologie végét. SPCN
Mlle	FOURCROY	
Mme	CHOQUET-BRUHAT	T Mécan. Analytique et Méca. céleste.
Mlle	VEIL	T Physiologie générale
	LWOFF	T Microbiologie
	SIESTRUNCK	T Mécan. Phys. & Expérim.
	LACOMBE	T Métallurgie des métaux Nucléaires (Orsay)
	BROCHARD	T Physique PCB (Orsay)
	CABANNES	T Mécanique générale
	LESIEUR	T Mathématiques I (Orsay)
	MAZET	T Méca. générale (Orsay) Géographie phys. et Géol. Dynamique
	CAIRE	Géographie phys. et Géol. Dynamique
	COMOLET	T Mécanique des Fluides
	CORABOEUF	T Physiol. animale (Orsay)
	DELLOUE	Physique de l'exosphère
	GORENFLOT	Botanique II (Orsay)
	HOUILLON	Biologie animale PCB
	J. JULLIEN	Chimie SPCN (Orsay)
	MALGRANGE	T Technique Math. de la Physique (Orsay)
	OLIVIER	Antropologie
	NOZERAN	T Botanique II (Orsay)
	BLANC-LAPIERRE	T Phys. ENS (Orsay)
	CHEVAUGEON	T Botanique (Orsay)
	KAHANE	T Mathématiques (Orsay)
	SAMUEL	T Mathématiques ENS féminines
	KOURGANOFF	T Astronomie (Orsay)
	THIRY	T Mécanique céleste
	ABELES	Physique SPCN
	AMAT	T Physique PCB
	AUBOIN	T Géologie
Mme	BENOIT-GUEUTAL	T Phys. Nucléaire et radioactivité (Orsay)
	BOUGIS	Biologie marine (Villefranche/Mer)
	BRUHAT	T Mathématiques MPC
	BRUNN	T Géologie historique (Orsay)
	CHABBAL	T Physique MGP (Orsay)
	DEHEUVELS	T Mathématique Propé.
	D'ESPAGNAT	T Physique théorique (Orsay)
	FURON	T Géologie SPCN
Mme	GANS	T Génétique
	GENEVES	Biologie végétale PCB
	GUILBERT	Physique (CUS Orléans)
	HUPE	T Pétrographie
	HOLLANDE	T Biologie générale
	LIONS	T Analyse numérique
	MAITTE	T Chimie PCB
	MEYER	Physique propédeutique
	NICOLAS	Géologie appliquée
	PANIGEL	Biologie générale
	RAVIER	Pétrographie
	ROSEAU	T Méca. théor. des fluides
	ROUBINE	T Electronique
	SILBER	T Chimie PCB
	UEBERSFELD	T Electronique
	YVON	T Théories Physiques
	HERVE	T Mathématiques
	NERON	T Mathémat. MPC (Orsay)
Mme	PECKER-WIMEL	T Astrophysique
	BALKANSKY	Physique MPC
	LE CORRE	T Electricité
	DELCROIX	T Physique théorique (Orsay)
	GOURDIN	Phys. Théor. des Hautes Energies (Orsay)
	LEHMANN	T Phys. Exp. des Hautes Energies (Orsay)
	NATAF	T Physique nucléaire et radioactivité (Orsay)
	ECHALIER	Biologie animale PCB
	BARRAUD	Physiologie cellulaire
	LIORET	Physiologie végét. Orsay
	DARS	Géologie struc. & Géol. appliquée
	CAMEFORT	T Botanique (agrégation)
	VICHNIEWSKY	T Mécanique industrielle
	BLAQUIERE	Electronique (Orsay)
	ARNOUS	T Physique théorique
	TATIBOUET	Chimie (CSU Orléans)
	MALLIAVIN	T Mathématique propé. Orsay
	GAUDEMAR	Chimie Propéd.
	PEREZ Y JORBA	Phys. Exp. des Hautes énergies (Orsay)
	DAVID	T Chimie (Agrég. Orsay)
	BROUSSE	T Mécanique théorique
	ROSCH	T Astronomie

AVANT-PROPOS

Après une série d'expériences préliminaires, la première partie de ce travail a été réalisée de 1959 à 1961 au laboratoire de Physiologie végétale du C.S.T. de l'O.R.S.T.O.M., à Bondy, sous la direction de Monsieur le Professeur Lavollay. La dernière expérience, comportant l'utilisation de calcium marqué, a été faite au laboratoire de Physiologie végétale de la Sorbonne, à la suggestion de Monsieur le Professeur Heller.

Avant d'exprimer ma gratitude à tous ceux qui voulurent bien suivre de très près le travail qui fait l'objet de ce mémoire, j'aimerais d'abord rappeler tout ce que je dois au Professeur Combes qui m'accepta dans son laboratoire à la fin de mes études, m'initia non seulement aux techniques fondamentales, mais aussi aux strictes disciplines de la recherche expérimentale et qui ne cessa jamais jusqu'à sa mort de me guider et de me conseiller avec toute la bonté et toute la grande sagesse qu'il trouvait toujours le temps de dispenser.

Depuis de longues années, Monsieur le Professeur Lavollay a dirigé mon travail. Toujours prêt à me consacrer une large part de son temps, il m'enseigna tous les éléments de ma spécialité et me permit de profiter de toute son irremplaçable expérience dans le domaine de la nutrition minérale. Je ne saurai jamais assez lui dire ma gratitude.

Par la suite, Monsieur le Professeur Heller a accepté de lire les premières ébauches de ce mémoire et m'a suggéré de le compléter par une étude d'absorption en présence de calcium marqué. Ses remarques et ses conseils me furent par leur exigeante rigueur, une aide précieuse et un stimulant. Je voudrais l'en remercier très sincèrement.

Monsieur le Professeur Chouard m'accueillit dans son laboratoire au moment où je fus amenée à changer d'orientation et m'ouvrit de nouvelles perspectives, m'assurant un appui intellectuel et moral constant et plein de bienveillance. Il voulut bien présider le jury qui eut à connaître de ce travail. Je me permets de lui exprimer ici ma très profonde reconnaissance.

Je tiens enfin à remercier respectueusement Monsieur le Professeur Ulrich, examinateur de ma seconde thèse, de sa présence dans ce jury et de l'intérêt qu'il témoigne toujours à mon travail.

Il m'est impossible de citer ici tous ceux qui pendant toutes ces années m'ont constamment aidée par leur activité professionnelle comme par leur amitié. Je leur sais gré d'avoir rendu possible ce travail qui sans eux n'aurait pu être poursuivi. Mes remerciements vont d'abord à l'équipe du C.S.T.

Bondy, techniciens et stagiaires (dont certains participèrent à l'exécution matérielle des expériences), en particulier à Madame Hardy, dont la compétence me fut d'un grand secours, à Madame Guénin, à Monsieur Billard, à Monsieur Pradet et à Mademoiselle Laydet, du service de Cartographie, qui se chargea des illustrations de ce mémoire. Ils vont enfin à l'équipe plus récente qui fut constituée à la Sorbonne et dont le dévouement exceptionnel permit, dans des conditions difficiles, la réalisation de la dernière expérience, ainsi qu'à Mademoiselle Richez qui, avec une très grande gentillesse, fut toujours disposée à apporter son aide et ses conseils.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

INTRODUCTION

Chez toutes les plantes vertes supérieures, les besoins nutritifs minéraux sont qualitativement les mêmes, mais ils sont quantitativement différents en valeur absolue et en valeur relative suivant les espèces et les stades de développement. Des plantes différentes placées sur un milieu nutritif identique, dans des conditions climatiques identiques, n'absorbent et n'accumulent pas les éléments dans les mêmes proportions. La plante a donc une certaine indépendance à l'égard du milieu nutritif.

Cependant, des végétaux de même espèce, de même lignée, parvenus au même stade de développement et placés dans des conditions climatiques identiques, n'auront pas les mêmes taux d'éléments dans leurs tissus s'ils ont été cultivés sur des sols ou des solutions nutritives de composition minérale très différente. L'indépendance dont font preuve les plantes n'est donc que partielle. Le milieu exerce une contrainte, contrainte à l'égard de laquelle les végétaux témoignent d'une plasticité assez étendue, à l'intérieur de certaines limites de variation, dans la zone où les besoins essentiels peuvent être satisfaits. L'importance et la nature exacte de la contrainte exercée par le milieu, l'étendue de la plasticité des végétaux, autrement dit les relations qui existent entre les plantes et la composition minérale du milieu nutritif, malgré de très nombreux travaux, sont encore loin d'être parfaitement connues.

Le but du présent travail a été d'apporter une contribution à cette connaissance en étudiant, chez la tomate "Groseille rouge" *(Lycopersicum racemigerum L.)*, et en aquiculture stricte, les effets de variations des quantités de potassium, de calcium et de magnésium fournies par le milieu, la somme totale des concentrations équivalentaires restant constante. Les conditions expérimentales ont été choisies telles qu'il est possible de raisonner valablement sur les rapports existant dans le milieu entre les différents ions et sur l'action de ces rapports sur la croissance, le développement et la composition minérale de la plante étudiée. La solution nutritive était fréquemment renouvelée et apportait des quantités d'éléments très largement suffisantes en valeur absolue.

La tomate est un excellent matériel d'étude, qui s'adapte bien à la culture en serre et en milieu artificiel. De surcroît, elle est une des plantes dont la nutrition minérale est la mieux connue. Il ne semblait cependant pas inutile d'entreprendre de nouvelles expériences sur ce genre et sur ce sujet. Parmi les nombreuses observations déjà faites peu ont été obtenues sur la plante entière, racines comprises, dans des conditions assurant un apport

largement suffisant de tous les éléments et une constance, au moins approchée, de la composition du milieu. Aucune étude répondant à ces exigences ne permet de suivre le comportement de la tomate au cours de tout le cycle de végétation.

Il paraissait intéressant de ne pas se limiter à des expériences de plus ou moins courte durée. L'absorption et le transport des éléments dépendant pour une large part de facteurs liés à l'ensemble du métabolisme, on pouvait s'attendre, même sur un milieu de composition constante, à des variations au cours du temps des taux d'éléments dans la plante et de leurs rapports.

On sait que les teneurs de la plante en potassium, calcium et magnésium peuvent être soumises à des variations beaucoup plus importantes que les teneurs en azote, phosphore et soufre. C'est pourquoi il était préférable d'axer cette étude sur des variations des rapports entre les trois principaux cations dans le milieu. La durée et les conditions prévues pour les expériences ne permettant matériellement pas d'étendre ces investigations à un nombre élevé de milieux différents, ce nombre a été réduit à trois.

Les proportions du potassium, du calcium et du magnésium dans les solutions nutritives n'ont pas été fixées arbitrairement, mais d'après les résultats d'expériences préliminaires et dans un but précis. Dans le cadre général de recherche que nous venons de tracer, nous avons été amenée à étudier un problème particulier : en cultivant la tomate "Groseille rouge" dans des solutions nutritives où la concentration relative du potassium était élevée, nous avions déjà observé une carence en calcium qui ne semblait pas pouvoir être attribuée à un apport de calcium trop faible en valeur absolue. La tomate paraissait sensible à ce type de carence, mais il n'existait de données précises ni sur l'évolution de ses manifestations au cours du temps, ni sur les causes qui les provoquent.

°
° °

Dans toute la première partie de notre travail, l'accent a été mis sur les rapports entre les différents éléments dans la plante entière en fonction des mêmes rapports dans la solution et sur l'évolution de ces rapports au cours du temps. Jamais le taux d'un élément ne varie seul à l'intérieur de la plante ; une telle variation entraîne pratiquement toujours celle d'un ou plusieurs autres éléments. L'étude des rapports donne donc du comportement de la plante une image plus complète que ne peut le faire celle des taux de chaque élément considéré isolément.

Nous avons toujours envisagé dans ce travail les quantités *totales* de chaque élément accumulées dans les tissus. Si l'intérêt de ces données a depuis longtemps été démontré dans le domaine agronomique, on peut leur objecter de n'avoir pas de signification physiologique précise. Il est évident que l'on n'atteint ainsi qu'une représentation grossière des réactions de la plante à l'égard du milieu nutritif. Mais les indications obtenues constituent une première étape qui nous paraît généralement nécessaire.

L'étude des taux de potassium, de calcium et de magnésium totaux de la plante entière et de ses différents organes nous a conduite à des hypothèses plausibles sur les causes d'apparition de la carence induite en calcium que nous avons étudiée. C'est à ce stade de notre recherche que nous avons dû avoir recours à une technique plus fine, celle des traceurs radioactifs, pour contrôler ces hypothèses et compléter notre information.

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Toute recherche sur la nutrition minérale d'une plante cultivée se réfère nécessairement à un grand nombre de travaux, les uns parce qu'ils portent sur la plante étudiée elle-même, les autres parce qu'ils intéressent tel ou tel thème abordé. Nous nous placerons à ces deux points de vue, en évoquant d'abord les recherches consacrées à la tomate elle-même (section I) avant d'examiner les données acquises dans trois secteurs que nous avons plus spécialement abordés : celui des relations entre la composition minérale du milieu et de la plante, en insistant sur l'importance des proportions entre cations (section II) ; celui, mieux délimité, de l'interaction potassium - calcium, sous ses divers aspects (section III) ; enfin, puisque nous aurons à faire intervenir ces phénomènes dans l'interprétation des faits observés, celui de l'absorption et de la migration du calcium (section IV).

I - QUELQUES ASPECTS DE LA NUTRITION MINERALE DE LA TOMATE

Les travaux traitant de la croissance, du développement et de la nutrition minérale de la tomate sont extrêmement nombreux. Il s'agit en effet non seulement d'une plante économiquement intéressante, mais d'une plante qui s'adapte remarquablement bien à la culture en serre et en milieu artificiel, ce qui en fait - en dehors de toute considération pratique - un matériel expérimental de choix. Son seul défaut est la fécondation difficile des fleurs dans les serres non climatisées et à la saison de végétation normale, c'est-à-dire en été.

Il n'est pas question d'envisager ici l'ensemble de ces recherches. On ne retiendra que celles qui sont - par leurs objectifs ou leurs méthodes - les plus proches des buts fixés à notre étude.

A - ETUDE GENERALE DE LA NUTRITION MINERALE DE LA TOMATE EN FONCTION DU TEMPS, EN RAPPORT AVEC LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT

Plusieurs auteurs ont étudié chez la tomate la consommation des macro-éléments en fonction des stades de croissance et de développement.

Hester (1938) a récolté et analysé, à des intervalles de un mois, les parties aériennes de tomates cultivées sur sol. Les courbes qu'on peut tracer d'après ses résultats présentent deux ruptures de pente : la vitesse de croissance et la consommation d'éléments augmentent brusquement un mois après

la transplantation, et une seconde fois, de façon moins abrupte, un mois plus tard. Le parallélisme des courbes de croissance et de consommation est sensible surtout pour l'azote, le potassium et le calcium. Les tomates consomment autant ou plus de calcium que de potassium.

Arnon et Hoagland (1940) ont travaillé en milieu artificiel, sur sable, mais aussi en aquiculture stricte, avec les variétés "Crackerjack" et "Lloyd Forcing". Les solutions nutritives étaient réajustées en cours de culture, après analyse, et ne s'appauvrissaient pas. Ces auteurs ont calculé la consommation quotidienne à différents stades de développement. On voit que l'azote et le potassium sont consommés en plus grandes quantités que les autres éléments, mais que ces quantités (rapportées à une plante) diminuent nettement en fin de végétation. Le calcium, le magnésium, le phosphore sont consommés en plus petites quantités, mais ces quantités tendent à augmenter en fin de cycle, surtout pour le calcium.

Kidson, Watson et Hodgson (1953) ont cultivé deux années de suite la tomate "Nelson", en serre, mais sur sol. Leurs résultats ne concernent que la période allant d'un mois avant la maturité à la fin de la récolte. Ils mettent nettement en évidence que, d'une année à l'autre, les courbes peuvent non seulement être décalées, mais même changer, dans une certaine mesure, de forme. Au moment où les fruits grossissent ou au début de la maturité, on observe un ralentissement de la croissance pondérale des parties végétatives, ce qui est en accord avec les conclusions du travail de Murneck (1926), consacré aux effets de la production de fruits sur la croissance végétative.

Rauterberg et Lenhard (1955) ont étudié le comportement des tomates "Heinemanns Jubilaüm" et "Rheinlands Ruhm", en culture sur sable, avec différentes solutions nutritives, renouvelées chaque semaine. Une de leurs expériences permet de tracer les courbes de consommation de l'azote, du phosphore et du potassium, pour une période allant du 30ème jour environ après le semis jusqu'au 125ème environ. Les récoltes sont échelonnées de semaine en semaine. La solution nutritive permet une croissance et une production de fruits normales. Dans leur ensemble, et pour la période où elles sont comparables, les courbes ont à peu près la même allure que celles de Hester.

Reprenant les travaux de Hester (1938 ; Hester, Shelton et Isaacs, 1951) Mac Ilrath (1956) a étudié la vitesse d'accumulation en fonction des stades de développement. Il a cultivé la variété "Pan America", sur une solution nutritive aussi bien composée que possible et renouvelée chaque semaine. Les plantes sont analysées, mais aussi les solutions usées, de semaine en semaine. Les courbes ne s'étendent pas au-delà du 94ème jour après le semis. On observe deux périodes d'accélération de la consommation, l'une après l'apparition des boutons floraux, l'autre au début de la floraison ; elles coïncident avec une accélération de la croissance. La consommation quotidienne atteint un maximum au moment de la formation des fruits. La tomate consomme plus de calcium que de potassium. Sauf au stade de l'apparition des boutons floraux, les courbes sont à peu près parallèles pour les différents éléments. Il est intéressant de noter que le "pic" de la courbe de vitesse de croissance, à la floraison, et le palier des courbes de consommation, qui se place juste avant ce stade, sont fugitifs et n'apparaîtraient pas si les récoltes avaient été un peu plus espacées.

Enfin Ansiaux (1960) a travaillé sur la tomate "Tuckwood", cultivée sur gravier, avec différentes solutions nutritives, renouvelées chaque semaine. Il a mis en évidence l'ampleur que peut avoir l'influence des conditions cli-

matiques sur les courbes de croissance, de développement et d'accumulation. Ses résultats permettent de tracer des courbes de consommation en fonction du temps pour la plante entière, et de connaître la part qui revient aux différents organes. De l'étude des parties aériennes, Ansiaux conclut que tout se passe à peu près comme si les anions et les cations pénétraient en proportions approximativement constantes dans la racine, la quantité globale de ces ions augmentant avec la croissance. Ces ions seraient transportés et répartis ensuite dans les différents organes dans des proportions variables.

De ces travaux, assez disparates, on peut retenir que :

1/ Sur les courbes de consommation des macro-éléments, on distingue des paliers et des périodes de pointe, en rapport avec la croissance et les stades de développement. Suivant les cas, ces ruptures de pente sont plus ou moins perceptibles, plus ou moins marquées.

Mais il semble bien, d'une manière générale :

a) qu'à la période d'apparition et d'épanouissement des boutons floraux, corresponde une accélération de la consommation des éléments par unité de temps et par plante ;

b) qu'en fin de végétation, la consommation d'azote et de potassium par unité de temps et par plante tende à diminuer, alors que la consommation de calcium tend à augmenter.

Les résultats des différents auteurs, s'ils ne sont pas exactement comparables, s'accordent tout au moins sur l'allure générale des courbes.

2/ Tous les auteurs s'accordent également pour souligner l'importance prépondérante de l'azote, du potassium et du calcium, et le parallélisme entre les courbes de croissance et les courbes de consommation de ces éléments.

3/ En revanche, d'une expérience à l'autre, l'importance relative des ions absorbés les uns par rapport aux autres peut changer, en particulier pour le potassium et le calcium.

Nous venons de voir qu'elle peut changer aussi, pour la plante prise comme un tout, au cours du cycle de végétation, ce qu'Arnon et Hoagland ont particulièrement souligné. L'accord n'est cependant pas fait sur ce point entre tous les auteurs.

B - INFLUENCE DE LA COMPOSITION DU MILIEU NUTRITIF (TRAVAUX CONCERNANT PLUS PARTICULIEREMENT LES CATIONS)

1/ Travaux fondamentaux

La tomate est l'une des plantes dont la nutrition minérale est la mieux connue.

Pour ne pas trop alourdir cette revue, nous n'y incluerons pas ici les recherches faites au champ, dans des buts plus ou moins agronomiques. Nous ne citerons que pour mémoire les travaux assez approfondis qui existent sur les carences en soufre et en phosphore, et ceux concernant les oligo-éléments.

Nous mentionnerons rapidement quelques études faites en milieu artificiel et qui, si elles ne touchent pas directement à notre sujet, apportent des données fondamentales sur le comportement de la tomate en aquiculture.

a) L'absorption et les effets de l'azote nitrique et de l'azote ammoniacal ont été bien étudiés chez la tomate (Tiedjens, 1934 ; Clark et Shive, 1934 ; Clark, 1936).

b) Arrington et Shive (1936) ont précisé l'influence exercée par la teneur en oxygène et en gaz carbonique de la solution nutritive sur l'absorption de l'azote par la tomate "Marglobe".

c) Wall et Hartman (1942) ont mis en évidence l'importance des conditions de pH dans l'apparition de certaines toxicités.

d) Arnon et Hoagland (1940) ont choisi la tomate comme plante test pour comparer, dans différentes conditions de température et d'aération du substrat, les méthodes de culture sur sol, sur sable et en aquiculture stricte, du point de vue de la production, de l'économie de l'eau et de l'absorption des éléments. Les données qu'ils en ont tirées en ce qui concerne l'évolution de l'absorption au cours du cycle de végétation ont été rapportées au paragraphe précédent.

e) Les mêmes auteurs (1943) ont étudié la composition des fruits et des feuilles de tomates cultivées, sur milieu artificiel, sur des solutions nutritives de même composition élémentaire, mais de concentration globale croissante. Dans ces conditions, la composition du fruit s'est montrée remarquablement constante. Arnon et Hoagland ont examiné au cours de ce travail l'influence de la suppression des fleurs sur la croissance et la composition des parties végétatives.

2/ Effets des concentrations relatives des trois principaux cations dans le milieu nutritif.

a) Travaux axés sur l'étude du rapport potassium - calcium.

Johnston et Hoagland (1929) ont cultivé la tomate "Santa Clara Canner" sur des solutions coulantes, différentes par leur teneur en potassium, avec des vitesses d'écoulement différentes, sous des éclairements différents, dans le but de fixer la concentration minimale de potassium nécessaire dans des conditions où l'apport total n'est pas un facteur limitant. En présence de 10 m. eq. de calcium par litre, les résultats étaient satisfaisants avec 1 m. eq. de potassium. Même en accroissant la vitesse d'écoulement de la solution, la concentration du potassium ne pouvait pas être abaissée sans dommages à moins de 0,12 m. eq. environ par litre. Les parties aériennes et les racines étaient analysées en fin d'expérience. Cette étude a apporté des données relatives à l'effet dépressif du potassium sur l'absorption du calcium.

Tiedjens et Wall (1938) ont également cherché à préciser la teneur optimale en potassium dans les solutions nutritives destinées à des tomates. Pour une teneur en calcium de 1 m. eq./litre, une déficience en calcium apparaissait quand le rapport K^+/Ca^{++} s'élevait au-dessus de 1 et une déficience en potassium quand ce rapport s'abaissait au-dessous de 0,5. Pour une teneur en calcium de 2 m. eq./litre, le rapport K^+/Ca^{++} pouvait être sans inconvénients supérieur à 4. Les conditions des expériences ne permettent pas de séparer l'effet des quantités en valeur absolue de celui des rapports.

Wall (1940), reprenant le même problème, avec la tomate "Rutgers", a décrit les symptômes et les effets de la carence en potassium et montré que les concentrations minimales de potassium permettant une croissance normale ne sont pas les mêmes en aquiculture stricte et en culture sur sable. Johnston et Hoagland (1929) avaient déjà attiré l'attention sur les différences

de comportement des plantes, pour des solutions identiques, en culture sur sable et en aquiculture stricte. Les racines ne se développent pas de la même façon dans les deux cas ; le taux de diffusion des ions et le brassage de la solution ne sont pas les mêmes.

Bensen (1958) a cherché, comme certains des auteurs précédents, à établir quel était le rapport K^+/Ca^{++} le plus convenable pour la culture de la tomate. Il a pu abaisser ce rapport dans le milieu jusqu'à 0,08 (en m. eq.) sans atteindre le seuil de déficience en potassium. On voit donc qu'on peut descendre bien en dessous des valeurs trouvées par d'autres auteurs, à condition que les quantités de potassium offertes soient suffisantes en valeur absolue (ce qui est réalisable en solution coulante). Bensen remarque aussi que les teneurs en potassium nécessaires dans la solution nutritive sont plus faibles en aquiculture au sens strict qu'en culture sur sable.

Scharrer et Mengel (1960), travaillant sur la tomate parmi plusieurs autres genres, ont axé leur recherche sur les effets des variations du rapport K^+/Mg^{++} dans le milieu, mais leurs résultats ont été obtenus en présence de différentes valeurs du rapport K^+/Ca^{++}. Aucune déficience n'est apparue dans leurs cultures. Ils ont noté que l'effet dépressif du potassium sur l'accumulation du calcium et du magnésium était plus sensible dans les feuilles que dans les autres organes. Leurs milieux contenaient 6 à 15 m. eq. de potassium par litre, en présence de quantités de calcium de l'ordre de 2,5 m. eq. et de quantités de magnésium de 1,7 à 3,3 m. eq. Des valeurs des rapports $K^+/Ca^{++} = 6$ et $K^+/Mg^{++} = 9$ ont donc été atteintes sans qu'il y ait de manifestation aiguë, visible de carence. Il faut remarquer toutefois - et ce point est important - que ces tomates n'ont été cultivées dans ces conditions que pendant un mois.

b) Autres travaux

Beeson, Lyon et Barrentine (1944) ont étudié l'absorption des ions par la tomate "Bonny Best", en rapport avec les variations de composition du milieu nutritif, en culture sur sable. Les traitements choisis différaient par les proportions des cations au sein d'une somme constante. L'apport d'anions était le même dans tous les cas. Aucune précision n'est donnée en ce qui concerne le renouvellement éventuel des solutions en cours de culture. Les feuilles et les fruits ont été analysés, séparément. Les auteurs constatent que la teneur de la plante en un élément donné n'est pas seulement en corrélation avec l'apport de cet élément par le milieu, mais aussi avec l'apport d'autres ions. Ainsi, pour les feuilles :

- la teneur en calcium est en corrélation positive avec l'apport de calcium et en corrélation négative avec l'apport de potassium ;

- la teneur en potassium est en corrélation positive avec l'apport de potassium et en corrélation négative avec l'apport de calcium ;

- la teneur en magnésium est en corrélation positive avec l'apport de magnésium et en corrélation négative avec l'apport de calcium ;

- la teneur en phosphore est en corrélation positive avec l'apport de magnésium ;

- ni la teneur en azote, ni la teneur en soufre ne sont en corrélation de façon significative avec l'apport d'un cation majeur.

Walsh et Clarke (1945), ayant observé des symptômes de chlorose chez des tomates vivant sur des sols très riches en potassium, ont cultivé la to-

mate "Potentate", sur sable et tourbe, avec toute une série de solutions nutritives qui différaient par leurs teneurs en potassium, en calcium, en magnésium, en soufre, en bore. Plus il y avait de magnésium dans le milieu, plus il fallait de potassium pour provoquer une déficience en magnésium.

Van Schoor (1957) a utilisé la tomate pour certaines de ses expériences.

Enfin, il faut ajouter que la tomate figure parmi les vingt plantes utilisées par Collander (1941) dans ses recherches sur l'absorption sélective des cations.

En résumé :

1/ On possède déjà de nombreuses données sur les effets des variations dans le milieu des concentrations relatives des trois principaux cations sur la croissance et la composition minérale de la tomate. Les conditions expérimentales cependant limitent assez souvent les possibilités d'interprétation.

2/ On sait ainsi que la tomate peut satisfaire ses besoins en potassium et croître normalement dans un milieu qui contient environ cent fois plus de calcium que de potassium. Il semble que des concentrations relatives beaucoup plus faibles du potassium par rapport au calcium puissent provoquer une carence en calcium. Du fait du manque de garanties expérimentales quant à la constance de la composition du milieu ou à la satisfaction des besoins en éléments en valeur absolue, du fait aussi de la courte durée de certaines cultures, on ne peut préciser quelles sont les valeurs du rapport K^{+}/Ca^{++} qui sont susceptibles de déterminer l'apparition d'une carence induite en calcium chez la tomate.

3/ On parait n'avoir trouvé que peu de corrélations entre les variations des cations dans le milieu et dans la plante et les teneurs en azote, en phosphore et en soufre de la tomate.

C - LES MANIFESTATIONS DE CARENCE EN CALCIUM CHEZ LA TOMATE

Au cours des expériences qui font l'objet de ce travail, la seule carence qui se soit manifestée est une carence en calcium. Il convient donc de voir avec quelques détails ce qu'on connaît des symptômes et des conséquences de cette déficience chez la tomate.

Nightingale, Addams, Robbins et Schermerhorn (1931) ont étudié les effets de la carence en calcium sur la tomate "Marglobe". Ils ont décrit l'aspect des plantes carencées, le jaunissement des pousses et des feuilles sommitales, l'arrêt de l'activité des méristèmes, le raccourcissement et le brunissement des racines. Ils ont noté la fixation presque totalement irréversible du calcium absorbé dans les parties âgées de la plante. L'analyse a montré une forte accumulation de glucides et une diminution très importante de la synthèse des protéines : l'absorption des nitrates est limitée et leur réduction se fait mal.

Singh Kalra (1956) a cultivé des tomates en aquiculture stricte et sur sable, avec des solutions contenant de 0 à 8 m. eq. de calcium par litre. Les tomates privées de calcium ont une croissance limitée. Le méristème apical, toujours touché, se nécrose. Les feuilles jeunes sont chlorosées. Les marges foliaires se déssèchent. Les feuilles adultes sont plus grandes et plus foncées que chez les plantes normales. La teneur en eau tend à diminuer.

La maladie du "Blossom-end rot" - rétrécissement et noircissement de la partie distale des fruits - maladie d'origine uniquement physiologique, n'est pas exclusivement caractéristique de la carence en calcium chez la tomate. Elle y est cependant intimement liée. On la considère comme provoquée essentiellement :

- soit par le manque d'eau, que l'origine en soit directe ou indirecte (Roger, 1951 ; Bain, 1954 ; Duclos, 1957) ;

- soit - et surtout - par un déséquilibre alimentaire caractérisé par la déficience interne en calcium, déficience à laquelle peuvent être associés d'autres troubles de la nutrition minérale (Robbins, 1937 ; Lyon, Beeson et Barrentine, 1941 ; Raleigh et Chucka, 1944 ; Ansiaux, 1956 ; Taylor et Smith, 1957 ; Maynard, Barham et Combs, 1957 ; Geraldson, 1957 ; Ansiaux, 1960).

II - LES RAPPORTS ENTRE ELEMENTS DANS LE MILIEU ET DANS LA PLANTE

Le taux en un élément ne variant pratiquement jamais seul, l'étude des rapports entre les différents éléments dans la plante est susceptible d'apporter plus d'informations que celle des taux considérés isolément.

Les possibilités d'interprétation physiologique de ces données sont toutefois limitées du fait que ces rapports sont généralement calculés à partir des résultats de dosages de la quantité totale de chaque élément présente dans les tissus. Le chiffre obtenu représente la somme d'une addition grossière qui réunit les ions se trouvant à l'état de sels solubles à ceux engagés dans les molécules organiques les plus diverses.

Pour les cations cependant, dont une part importante demeure sous forme minérale, la comparaison entre les valeurs des rapports des différents éléments dans le milieu nutritif et les valeurs des mêmes rapports dans la plante n'est pas dépourvue de sens et permet d'apprécier la plasticité ou l'indépendance de cette dernière à l'égard de la composition minérale du milieu.

On a pu croire dans certains cas à une indépendance très réduite de la plante. Mais l'hypothèse d'une identité presque parfaite des rapports internes et externes, qu'on pouvait avancer pour les éléments encore présents sous forme minérale, n'a pas été confirmée par l'étude des algues marines, des organes excisés, des fragments de tissus immergés dans des solutions renouvelées (parenchyme radiculaire de *Brassica napus*, par exemple, Van Hoeck, 1958).

Van Schoor (1957, 1959) cependant, d'après des travaux faits sur diverses plantes supérieures, avec des solutions nutritives où la somme totale des ions était toujours la même pour une série donnée d'expériences, concluait encore récemment à l'existence d'une relation simple, et, pratiquement, à l'égalité des rapports entre cations dans la plante et dans le milieu. Les proportions relatives de l'azote, du phosphore et du soufre, en revanche, ne suivaient que dans les très grandes lignes les variations de ces mêmes proportions dans la solution nutritive.

Ces résultats ne sont pas en accord avec ceux de la majorité des auteurs. Il est vrai qu'il y a relativement peu de travaux permettant de comparer les rapports dans le milieu et dans la plante dans des conditions satisfaisantes et que des raisons de technique expérimentale sont sans doute

en partie responsables des divergences enregistrées. Seuls des exemples ayant trait aux variations des cations ont été retenus ici. Toutes les données sont exprimées en milli-équivalents grammes.

D'après les résultats obtenus par Johnston et Hoagland (1929), sur tomate, en solution coulante, à pH à peu près constant, on peut calculer et comparer les rapports dans le milieu et dans la plante. Ils sont très différents. De surcroît, à un même rapport dans le milieu, et ceci pour une même solution, peuvent correspondre plusieurs rapports différents dans la plante suivant le rythme d'écoulement de la solution, c'est-à-dire suivant les quantités fournies. Pour $K^+/Ca^{++} = 0,1$ dans le milieu, K^+/Ca^{++} varie de 0,5 à 1,4 dans les parties aériennes, et de 0,9 à 2,4 dans les racines. Pour $K^+/Mg^{++} = 0,06$ dans le milieu, K^+/Mg^{++} varie de 0,4 à 1 dans les parties aériennes, et de 0,5 à 1,3 dans les racines. Il faut noter que dans certains cas, le potassium est apporté en quantité insuffisante en valeur absolue et joue le rôle de facteur limitant. La durée de l'expérience était de cinq semaines.

Barbier (1934 et 1936) a cultivé de jeunes plantes de maïs, d'avoine, d'oignon, d'épinard et de tomate, en solution coulante, sur sable, avec des solutions où K^+/Ca^{++} variait de 0,01 à 0,25. La somme des cations variait aussi d'un traitement à l'autre. Les rapports entre cations ont des valeurs très différentes dans le milieu et dans la plante entière (sans les racines). La durée de l'expérience est de un à deux mois.

Beckenbach, Robbins et Shive (1938) ont travaillé sur le blé, en milieu quotidiennement renouvelé, d'un traitement à l'autre la somme des cations varie, les apports d'anions également ; la durée de l'expérience est d'une cinquantaine de jours. Les feuilles et les tiges ont été analysées séparément. Les rapports entre cations ont des valeurs très différentes dans le milieu, dans les feuilles et dans les tiges. A un même rapport dans le milieu, correspondent, suivant les traitements, des rapports différents dans la plante. Ces expériences couvrent une zone beaucoup plus étendue de valeurs des rapports entre cations dans le milieu que les précédentes. Quand K^+/Ca^{++} varie de 0,08 à 10 dans la solution, le même rapport varie de 0,6 à 10,7 dans les feuilles et de 0,7 à 6,1 dans les tiges. Quand K^+/Mg^{++} varie de 0,06 à 4,3 dans la solution, le même rapport varie de 0,4 à 5,4 dans les feuilles et de 0,3 à 15,3 dans les tiges. Quand Ca^{++}/Mg^{++} varie de 0,04 à 3,6 dans la solution, le même rapport varie de 0,09 à 1,6 dans les feuilles et de 0,05 à 3,7 dans les tiges.

Olsen (1942) a cultivé pendant quatre à cinq semaines *Sinapis alba*, *Dianthus barbatus*, *Hordeum distichum* et *Tussilago farfara*, en aquiculture au sens strict, en solution renouvelée, à pH constant. La somme des ions n'était pas constante d'un traitement à l'autre. Seules les feuilles ont été analysées. Le rapport K^+/Ca^{++} prend dans les feuilles des valeurs différentes de celles du milieu, quel que soit le terme du rapport qui varie dans la solution nutritive. Et ceci pour des valeurs de K^+/Ca^{++} dans le milieu allant de 0,013 à 80. Dans chaque cas, la valeur du rapport K^+/Ca^{++} dans les feuilles diffère d'un genre à l'autre.

Collander (1941) avait déjà montré que, pour un même milieu et dans des conditions rigoureusement identiques, les rapports entre éléments dans la plante varient considérablement d'un genre à un autre. Pour ne citer qu'un exemple : pour un même rapport K^+/Ca^{++} dans la solution, le rapport K^+/Ca^{++} dans la plante entière, racines comprises, va de 1,2 pour un *Fagopyrum*, à 9,1 pour une *Avena*. Les différents genres ayant été cultivés sur un même

bac et récoltés au même moment, cette comparaison est rigoureusement valable. La durée de culture était d'environ deux mois. La solution n'ayant été renouvelée qu'une fois en cours d'expérience, on ne peut tirer d'autres conclusions de ces résultats du point de vue qui nous occupe ici.

Toutes ces observations convergent donc pour montrer que, si les rapports entre éléments varient habituellement dans le même sens dans le milieu et dans la plante, leur valeur dans la plante dépend aussi de toute une série d'autres facteurs dont le genre, les autres éléments présents dans la solution nutritive, etc. Il apparaît donc sans équivoque que s'il arrive qu'il y ait identité entre un tel rapport dans le milieu et dans la plante, il ne peut s'agir que d'un cas particulier. Ceci se vérifie qu'on envisage la plante entière ou des organes isolés, quelle que soit la méthode choisie (somme constante ou non des ions), et que le milieu apporte ou non des quantités largement suffisantes en valeur absolue de tous les ions. Quand le milieu est très pauvre en certains éléments, on peut cependant penser que la marge d'indépendance de la plante peut être réduite en même temps que les possibilités de choix. Certains cas particuliers d'identité des rapports internes et externes pourraient ainsi se rencontrer dans des milieux qui s'épuisent. D'où l'intérêt d'assurer dans ce genre d'expérience un apport largement suffisant en valeur absolue de tous les éléments.

On a souvent cherché à exprimer par une loi générale les relations qui lient les rapports entre éléments dans la plante aux mêmes rapports dans le milieu.

Si un rapport dans la plante variait en fonction du même rapport dans le milieu dans une proportion constante quelle que soit la valeur du second, leur relation serait linéaire. En traçant les courbes qui traduisent les résultats que nous venons de passer en revue, on voit qu'il en est ainsi à l'intérieur de limites assez larges. Mais si les courbes couvrent des zones assez étendues, il apparait indiscutablement qu'elles ne sont pas linéaires sur tout leur parcours. Il semble même qu'elles puissent avoir plusieurs points d'inflexion.

Le graphique reproduit ici à titre d'exemple (Fig. 1) a été tracé d'après des résultats d'Olsen (1942).

Lavollay (1936) a proposé une loi de la forme :

$$R_2 = R_1^a$$

pour traduire la dépendance du rapport de deux cations absorbés par l'être vivant (R_2) en fonction de ce même rapport dans le milieu (R_1). La formule est applicable entre certaines limites de valeur de R_1. Le domaine de validité de la loi serait celui des conditions de milieu physiologiquement favorables.

Blanchet (1956), étudiant aussi les rapports entre cations, est arrivé à exprimer la relation par une loi du même type :

$$R_2 = a R_1^n \quad , \quad \text{où } n \leqslant 1$$

Il est très probable que la relation ne soit pas susceptible d'être traduite par une loi générale et unique. Même dans les cas où les faits observés paraissent obéir à une loi de valeur plus ou moins générale, aucune inter-

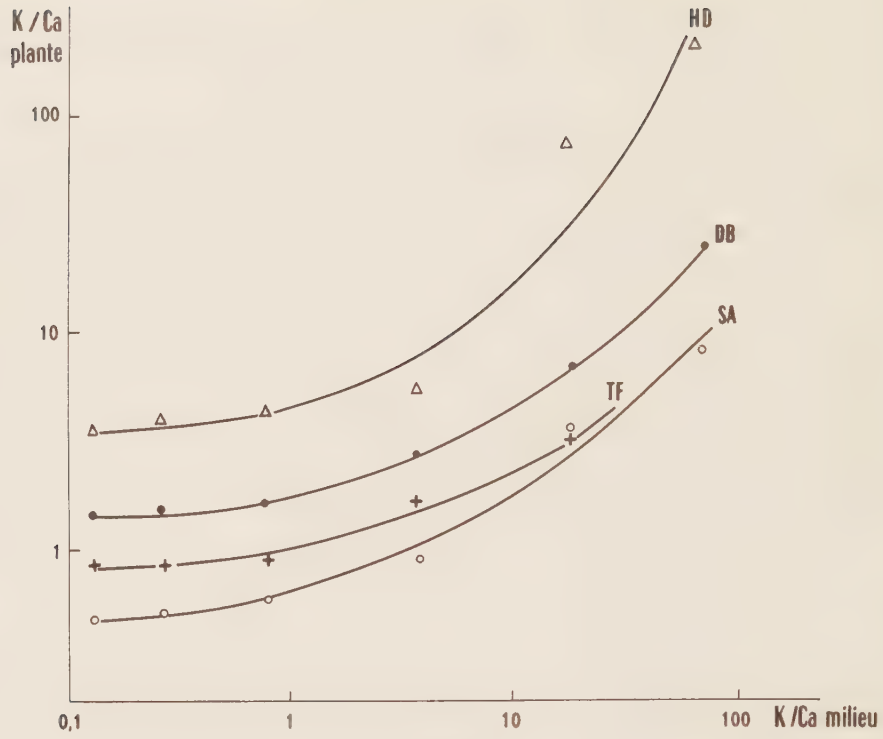

Figure 1

Relation entre le rapport K/Ca dans le milieu et le même rapport dans la plante (en m.eq.)
Courbes tracées d'après les résultats d'Olsen (1942).
Solution nutritive : K = 4 m.eq./litre
Ca = 0,05 ; 0,20 ; 1 ; 5 ; 15 et 30 m.eq./litre
H.D. = *Hordeum distichum* ; D.B. = *Dianthus barbatus* ;
S.A. = *Sinapis alba* ; T.F. = *Tussilago farfara*

prétation physiologique satisfaisante n'a pu être donnée. Il ne pouvait d'ailleurs guère en être autrement du fait qu'on a considéré dans tous ces travaux la quantité totale de chaque élément présente dans les tissus.

III - L'INTERACTION POTASSIUM - CALCIUM

De nombreux travaux ont montré que la présence du calcium dans le milieu nutritif et les variations de sa concentration avaient une influence sur l'absorption des ions alcalins et, de ce fait, sur les interactions qui s'exercent entre ces ions (Jacobson, Moore et Hannapel, 1960 ; Epstein, 1961 ; Waisel, 1962_2). Réciproquement, la présence et les variations de concentration des ions alcalins dans le milieu ont un effet sur l'absorption du calcium.

Nous nous limiterons ici à l'interaction réciproque du potassium et du calcium. Nous passerons d'abord en revue, sans chercher à les interpréter, les faits observés.

1/ Action du calcium sur l'absorption du potassium.

Des expériences, faites avec des racines excisées ou des plantes entières, ont montré que le calcium pouvait stimuler et augmenter l'absorption du potassium (Viets, 1944 ; Overstreet, Jacobson et Handley, 1952 ; Fawzy, Overstreet et Jacobson, 1954). Ce phénomène est connu sous le nom d'"effet Viets". On l'a observé dans des expériences de courte durée, sur des solutions ne contenant que deux sels, et dans des expériences de longue durée, sur des milieux complets (Kahn et Hanson, 1957). Mais il ne se produit que dans certaines limites de valeur du pH (généralement égale ou inférieure à 6, Jacobson, Moore et Hannapel, 1960), dans certaines limites de concentration et chez certaines espèces (Kahn et Hanson, 1957, sur blé). Olsen (1942) a montré que, même à pH 7, *Tussilago farfara* contrairement aux autres genres qu'il étudiait, accumulait plus de potassium quand la concentration en calcium du milieu augmentait.

Dans des conditions différentes, pour des valeurs du pH supérieures à 6, par exemple, (Jacobson, Moore et Hannapel, 1960), ou chez d'autres espèces (Kahn et Hanson, 1957, sur soja) le calcium exerce un effet nul ou dépressif sur l'absorption du potassium, ce qui avait déjà été observé depuis longtemps par de nombreux auteurs dont Burström (1934), Olsen (1942), Lundegårdh (1951).

2/ Action du potassium sur l'absorption du calcium

Elle n'a pas été étudiée d'une façon aussi approfondie et avec les méthodes modernes mises en jeu dans certaines des recherches citées au paragraphe précédent.

Dans un milieu où la concentration en calcium est élevée par rapport à la concentration en potassium, les variations de cette dernière peuvent n'avoir que peu d'effet sur l'absorption du calcium (Burström, 1934).

Dans des milieux riches en potassium, en revanche, on a relevé de nombreux exemples d'une action dépressive du potassium sur l'absorption du calcium, aussi bien dans des conditions agronomiques (Beeson, 1946 ; Martin, Harding et Murphy, 1953 ; York, Bradfield et Peech, 1953, etc.) que sur solutions nutritives (Beckenbach, Robbins et Shive, 1938 ; Olsen, 1942 ; Van Schoor, 1957 et 1958 ; Pireyre, 1961 ; etc.).

Suivant les conditions et suivant les plantes étudiées, l'action réciproque que le potassium et le calcium exercent sur leur absorption peut donc être de sens opposé ou presqu'inexistante.

Il ne faut cependant pas perdre de vue que pour des plantes entières, cultivées sur des milieux complets (sols ou solutions nutritives) et dans les limites des valeurs de pH physiologiques, l'interaction potassium-calcium se traduit chez de nombreuses espèces par un antagonisme généralement net.

3/ Influence des conditions expérimentales et du matériel étudié

Nous venons de voir que les rapports d'absorption du potassium et du calcium dépendent de la valeur du pH du milieu nutritif et du genre étudié (les résultats de Collander, 1941, apportent également des précisions sur les différences génériques). D'autres facteurs entrent aussi en jeu, comme la concentration des autres cations présents dans le milieu, NH_4^+ par exemple (Olsen, 1942).

Mais l'interaction potassium-calcium dépend aussi beaucoup des quantités de ces deux éléments qui sont en présence.

De leurs quantités relatives d'abord. Burström a insisté sur le fait qu'il semble exister un point d'inversion pour une valeur de ce rapport voisine de l'unité : quand la valeur du rapport K/Ca dans le milieu, exprimé en poids, est supérieure à un, l'absorption du potassium est peu influencée par les variations de la concentration en calcium, alors que celle du calcium est réduite par l'augmentation du potassium dans le milieu ; par contre, quand la valeur de K/Ca est inférieure à un, le calcium contrôle et réduit l'absorption du potassium, alors que les variations de la concentration du potassium n'ont qu'une faible action sur l'absorption du calcium. Il ne s'agit cependant pas là, comme on peut s'y attendre, d'une loi rigoureuse. Kahn et Hanson (1957) par exemple ont observé un "effet Viets" sur racines excisées de blé (mais pas sur racines de soja) pour une valeur de K/Ca dans le milieu égale à 1/2 (exprimée en poids).

Mais il ne suffit pas de prendre en considération les quantités relatives. Si, en valeur absolue, la teneur du milieu en un élément donné tombe en dessous d'une valeur minimale et devient limitante pour la croissance, l'apport d'une petite quantité de cet élément a pour effet en général d'augmenter l'absorption de tous les autres en améliorant les possibilité de vie de la plante. Les antagonismes peuvent ainsi se trouver masquée dans cette zone de disette (Scheffer et Kloke, 1956).

L'évolution des conceptions d'un même auteur à propos d'un même aspect d'un problème très voisin (l'interaction calcium-lithium) met en évidence l'extrême importance des conditions expérimentales et la prudence dont il faut user avant de formuler une conclusion de valeur un peu générale (Waisel, 1962_1 et 1962_2).

4/ Interprétation des faits

Passant en revue les hypothèses avancées jusqu'à présent pour expliquer les interactions entre le potassium et le calcium, on est frappé par un certain déséquilibre.

L'attention s'est portée surtout sur l'action du calcium sur l'absorption du potassium. Pour expliquer l'"effet Viets", on a proposé plusieurs hypothèses très détaillées.

a) Celle de Kahn et Hanson (1957) fait intervenir l'action du métabolisme sur l'absorption et se place dans le cadre de la théorie des vecteurs. Pour ces auteurs, l'effet du calcium sur l'absorption du potassium pourrait être double : d'une part le calcium augmenterait l'affinité entre l'ion K^+ et son transporteur, d'autre part il diminuerait la vitesse dans la phase métabolique d'absorption du potassium (en abaissant la concentration du transporteur ou la rapidité du turn-over). Suivant l'espèce, suivant les circonstances, l'un de ces effets serait plus prononcé que l'autre.

b) Jacobson, Moore et Hannapel (1960) attribuent les cas de stimulation de l'absorption du potassium au bloquage d'un cation interférent comme, par exemple, l'hydrogène, par suite d'une modification des propriétés de la surface cellulaire sous l'influence du calcium.

c) D'autres auteurs ont pensé que l'"effet Viets" pouvait être dû à des changements induits par le calcium dans la perméabilité de la membrane. La présence du calcium dans le milieu faciliterait la diffusion à tra-

vers cette membrane du potassium et du rubidium et gênerait celle du sodium, du lithium et probablement de l'hydrogène. Après Viets lui-même et plusieurs autres, Epstein (1961) et Waisel (1962_2) ont rappelé que le calcium exerçait une influence importante sur la perméabilité sélective de la membrane. La nature de cette action est inconnue. Aucune des explications proposées (augmentation de la dissociation des phosphatides membranaires, Lundegårdh, 1940 ; modification de l'hydratation des colloïdes membranaires) ne semble s'accorder avec les faits.

d) On peut expliquer beaucoup plus simplement l'"effet Viets", par une stimulation tout à fait générale du métabolisme sous l'influence d'un apport de calcium, tout au moins dans les cas où on opère dans ce que nous avons appelé plus haut une zone de disette. Cette explication ne peut toutefois rendre compte de tous les aspects du phénomène. Il arrive en effet que le calcium puisse être remplacé dans cette action d'exaltation de l'absorption du potassium par un autre ion di- ou polyvalent étranger au métabolisme normal, comme le brome (Kahn et Hanson, 1957).

En regard, aucune hypothèse récente et détaillée n'a été formulée pour expliquer l'effet du potassium sur l'absorption du calcium.

Tout au plus dispose-t-on des hypothèses anciennes, avancées pour l'interprétation de l'interaction potassium - calcium dans son ensemble. Elles sont fondées sur ses aspects purement physico-chimiques (équilibres électrostatiques, vitesse de diffusion des ions) et peuvent rester valables pour la compréhension de la part de l'absorption qui est un phénomène passif. Mais il semble bien que l'action du calcium ou du potassium sur la respiration (Hoagland et Broyer, 1942), sur l'activité de certains enzymes ou sur d'autres phénomènes métaboliques affecte réciproquement l'absorption et le transport actif de ces ions. Peut-être entrent-ils en compétition pour certains transporteurs. On ne sait encore presque rien dans ce domaine.

La diversité des hypothèses explicatives qu'on peut proposer reflète à la fois la complexité du phénomène étudié et les divergences dans les résultats dues à l'hétérogénéité des conditions expérimentales. Quand on aborde l'étude d'une interaction, on constate souvent qu'il y a autant de points de vue que de travaux (Vallée, 1963).

5/ Conclusions

L'essentiel des données actuellement acquises sur l'interaction potassium - calcium peut se résumer ainsi :

a) Les aspects qualitatifs et quantitatifs de l'interaction potassium - calcium varient en fonction des quantités et des proportions relatives de ces deux ions présents dans le milieu, en fonction du pH et de l'ensemble des conditions expérimentales et en fonction du matériel végétal étudié.

b) Pour des plantes entières et dans des conditions de milieu physiologiques, cette interaction se traduit le plus souvent par un antogonisme.

c) On connait très mal les phénomènes qui commandent cette interaction. Les résultats déjà obtenus ne permettent pas de séparer l'action réciproque que ces ions exercent sur l'absorption proprement dite dans la racine de celle qu'ils peuvent exercer sur le transport vers et dans les parties aériennes.

d) Bien qu'on en connaisse de nombreux exemples, l'action du potassium sur l'absorption et l'accumulation du calcium a été étudiée de manière moins approfondie que l'action inverse.

IV - ABSORPTION, TRANSPORT ET ACCUMULATION DU CALCIUM PAR LES PLANTES

Le calcium est un élément peu mobile dans les plantes. Par rapport à ce qu'on observe pour d'autres éléments, il est absorbé lentement par les racines (Overstreet et Jacobson, 1952). Il se déplace lentement vers et dans les parties aériennes (O. et S. Biddulph, Cory et Koontz, 1958 ; Rafiq Ahmad, 1959). Même en cas de carence aiguë en calcium, seule une très petite partie du calcium accumulé dans les organes adultes peut être remise en circulation au bénéfice des organes carencés. Il s'agit la de faits bien établis. Tous les résultats actuellement acquis sont en bon accord sur ces points.

Mais on ne dispose que de données limitées, fragmentaires et souvent plus ou moins contradictoires sur les phénomènes qui régissent la pénétration, le transport et l'accumulation du calcium dans les plantes.

Moore, Jacobson et Overstreet (1961) ont montré que l'absorption du calcium par des racines d'orge excisées, à pH 5, n'est modifiée ni par l'abaissement de la température à 0°, ni par la présence de dinitrophénol dans le milieu. La courbe de pénétration du calcium marqué pour une période de vingt-quatre heures traduit un phénomène d'équilibration isotopique avec le milieu, par échange avec le calcium initialement présent. Ce phénomène d'équilibration n'est pas affecté par la présence de dinitrophénol. Les auteurs en concluent que, pour leur matériel, l'absorption du calcium doit être considérée comme un phénomène presqu'exclusivement passif. Ils remarquent cependant que ceci peut être une caractéristique plus ou moins particulière à ce matériel et que, même dans le cas étudié, une part de l'absorption, trop faible pour être mise en évidence dans des expériences de courte durée, pourrait se faire par voie active. Il semble en effet qu'on ne retrouve pas les mêmes résultats pour des racines excisées d'autres espèces (Handley et Overstreet, 1961, sur maïs ; Johnson, etc).

Les résultats de Jackson et Weatherley (1962), obtenus avec des racines excisées de tomate et de ricin, et se rapportant non pas au calcium absorbé par la racine en un temps donné, mais au taux de calcium de la sève exsudée par la section, montrent que les racines de deux espèces différentes, placées dans les mêmes conditions dans le même milieu, peuvent avoir un comportement très différent à l'égard du calcium.

On peut imaginer une progression du calcium dans la racine, à la surface du cytoplasme ou le long des parois, ne faisant appel qu'à des forces physiques, échanges électrostatiques ou courant de transpiration (Moore, Jacobson et Overstreet, 1961). Ainsi transporté, le calcium devrait longer les cellules du cortex radiculaire, les cadres subérisés de l'endoderme lui interdisant l'accès direct au xylème du cylindre central. Il paraît difficile d'adopter cette hypothèse. Il semble plus plausible d'admettre que le calcium, comme les autres ions, atteint le xylème de la racine par la voie du symplasme, grâce à une source d'énergie métabolique (Barber et Koentz, 1963).

Les études d'absorption dans des milieux de concentration croissante en calcium (Barber et Koontz, 1963) et la rétention temporaire de cet élément dans les racines au cours d'une période initiale relativement longue (une heure, pour le haricot, dans les expériences de O. et S. Biddulph, Cory et Koontz, 1958) tendent à montrer que le passage de la racine aux parties aériennes se fait plus difficilement pour le calcium que pour d'autres ions. La localisation et la nature de cette "barrière" ne sont pas connues.

Les auteurs qui ont étudié des plantes entières constatent généralement que l'accumulation du calcium ne dépend pas seulement de phénomènes passifs (Johnson, 1962). L'étude des effets de l'aération, du pH, de la lumière et de la température sur l'accumulation de cet élément par des plantes entières de haricot montre qu'elle n'est pas uniquement en relation avec l'intensité du courant de transpiration (Lange, Ehrler et Hamner, 1959). D'autres auteurs ont apporté des observations sur l'action de la température (Zhurbickij et Shtrausberg, 1954 ; Wallace, 1957 ; Lingle et Davis, 1959). Les racines et les organes aériens peuvent réagir différemment aux variations d'un même facteur (Martin, 1963). Les résultats de Barber et Koontz (1963) mettent en évidence l'intervention du métabolisme dans le transport du calcium vers et dans les parties aériennes de plantules d'orge. En effet :

1/ Environ 70 % du calcium localisé dans les parties aériennes est absorbé en l'absence de toute transpiration.

2/ On ne trouve pas de corrélation positive entre l'accumulation du calcium dans les parties aériennes et la transpiration.

3/ La concentration en calcium des exudats du xylème est beaucoup plus élevée que celle de la solution nutritive.

4/ Le dinitrophénol freine beaucoup l'accumulation du calcium dans les organes aériens (résultat obtenu pour un temps d'absorption de 24 heures).

5/ L'agitation de la solution nutritive par un courant d'azote réduit l'accumulation du calcium dans les parties aériennes de 38 %.

6/ Quand on tue les racines par chauffage ou congélation, l'absorption du calcium dans les racines augmente.

L'ensemble des faits observés conduit à penser que les cellules végétales vivantes semblent peu "perméables" au calcium. Quand on apporte cet élément par voie foliaire, seule une très faible partie de la quantité apportée quitte la feuille traitée, le transport par voie descendante étant plus fortement réduit encore que le transport par voie ascendante (Peterburgskij, 1956 ; Barinov, 1959 ; O. et S. Biddulph et Cory, 1959). Quand le calcium n'est fourni qu'à une partie du système radiculaire, il ne migre dans l'autre partie qu'en très faible quantité et seulement en cas de carence complète en calcium de la partie non traitée (Ririe et Toth, 1952). Cet élément paraît donc circuler dans les organes aériens à peu près exclusivement par la voie vasculaire. Tout ce qu'on connaît de la teneur en calcium des greffes et des phanérogames parasites le confirme (Scheidecker, 1963). Le transport par le phloème ne devient possible que si les tissus sont tués ou lésés (O. et S. Biddulph et Cory, 1959).

La circulation du calcium dans la tige et les feuilles se faisant par voie presqu'exclusivement vasculaire et ne pouvant cependant être assimilée à un

transport simple par le courant de transpiration, on en est réduit aux hypothèses pour expliquer son mécanisme. On peut considérer le xylème comme jouant le rôle d'une colonne échangeuse d'ions (Biddulph, Nakayama et Cory, 1961). La liaison avec le métabolisme paraissant certaine au niveau des organes aériens, on a songé à l'intervention de vecteurs : on a ainsi envisagé la liaison du calcium avec les mitochondries (Mertz, 1961) ou avec un hypothétique transporteur chargé négativement (Anderson, Wittwer et Bukovac, 1961).

Le calcium, normalement absorbé par les racines, se fixe presque totalement et définitivement dans les feuilles et les autres organes où il parvient. Même par voie ascendante vasculaire, même en cas de carence des organes jeunes, la remise en circulation de cet élément ne touche qu'une faible partie du calcium accumulé : 8 à 9 % par exemple chez le radis, d'après Bacq (1959). Pireyre (1961) a montré que les pariétaires carencées en calcium pouvaient réutiliser une faible partie de celui engagé dans les cystolithes. Cette immobilité du calcium dans les tissus où il s'est fixé ne tient pas qu'au problème de son transport. Elle tient surtout au fait que presque tout le calcium est engagé dans des combinaisons organiques très stables (constituants membranaires), étroitement lié à des molécules complexes (Pireyre, 1963, vient de mettre en évidence la forte liaison du calcium déposé dans les chloroplastes) ou précipité sous forme de sels peu solubles.

De l'examen de tous ces résultats on peut retenir que :

1/ Le calcium pénètre et circule dans les tissus végétaux vivants plus difficilement et plus lentement que les autres macro-éléments.

2/ Il est possible, chez certaines espèces tout au moins, que l'absorption dans les racines dépende surtout de phénomènes physiques.

3/ Le transport vers et dans les parties aériennes paraît se faire presqu'exclusivement par voie vasculaire, mais ne peut être assimilé à un transport simple par le courant de transpiration. Des phénomènes métaboliques entrent en jeu.

4/ Seule une faible partie du calcium fixé dans les tissus est susceptible d'être ultérieurement redistribuée vers d'autres organes, et ceci même en cas de carence aiguë.

CHAPITRE II

CONDUITE GÉNÉRALE DES EXPÉRIENCES

I - MATERIEL VEGETAL

L'espèce retenue est une tomate à petits fruits, plus résistante aux maladies que les variétés horticoles de *Lycopersicum esculentum*.

Il s'agit de la tomate "Groseille rouge", *Lycopersicum racemigerum* (Lange), dont les folioles sont arrondies, entières et toutes munies de pétiolules, les fruits rouges, très petits, biloculaires et lisses (poids moyen = 1 g.) ; l'inflorescence est une grappe régulière simple.

II - INSTALLATIONS ET CONDUITE DES CULTURES

A - INSTALLATIONS DE CULTURE

Toutes les expériences ont été faites dans un abri vitré, à vitrage simple, avec chauffage d'appoint.

Les cultures ont été menées en aquiculture stricte. Les solutions nutritives étaient contenues dans des vases de grès vernissé ou de matière plastique à écoulement inférieur et d'une capacité totale de dix litres environ. Chaque vase était réservé à une seule plante. La solution était protégée par un couvercle.

B - CONDUITE DES CULTURES

1/ Semis et traitement précédant la mise en expérience

Les graines ont été semées sur sable et les jeunes plantules uniformément alimentées avec une solution nutritive équilibrée (en l'occurence la solution II, dont on trouvera la formule au tableau I. Ainsi, lors de la mise en expérience, disposions-nous de plantes saines et comparables entre elles. Dès 1919, Hoagland avait insisté sur ce point méthodologique, auquel nous avons d'ailleurs consacré une expérience complémentaire, dont les résultats sont rapportés à la fin de ce mémoire.

Les jeunes tomates ont été mises en expérience, dans les vases de végétation, six à huit semaines après le semis, au moment où elles ont une dizaine de feuilles.

C'est toujours un lot homogène des plus belles plantes qui a été retenu.

2/ Renouvellement des solutions. Apports d'eau

Le rythme de renouvellement des solutions nutritives a été calculé pour chaque expérience de manière à assurer à la fois, quel que soit le traitement, un apport largement suffisant de chaque élément en quantité absolue et une constance satisfaisante de la composition du milieu nutritif.

A partir d'un certain niveau de croissance des plantes, et surtout pendant les périodes les plus chaudes, il a été indispensable, entre les renouvellements de solution, d'apporter de l'eau (en quantité connue) pour maintenir le liquide à son niveau normal et la concentration du milieu à la valeur fixée.

3/ Aération des solutions nutritives

L'aération des solutions a été assurée à partir d'air comprimé en bouteilles, filtré sur charbon de bois pulvérisé et coton cardé, et distribué en bulles très fines.

Cette aération a été discontinue. Le dispositif de distribution d'air fonctionnait une heure le matin et une heure le soir. Ce rythme avait été choisi après quelques essais préliminaires.

Pour les dernières expériences (chap. 6), une autre technique d'aération a cependant été utilisée (page 76).

4/ Opérations de taille

Seules les pousses axillaires ont été enlevées régulièrement. La tige principale n'a pas été taillée pour qu'il soit possible de mieux juger de l'influence des différents traitements sur la croissance et d'observer les symptômes éventuels de déficience dans de meilleures conditions.

5/ Contrôle et observations en cours de culture.

Des observations quotidiennes ont permis de suivre la croissance, le développement et l'aspect des plantes (symptômes de carence, ouverture des fleurs, nouaison et maturation des fruits).

Le pH des solutions a été régulièrement contrôlé. Sa valeur et ses variations seront indiquées pour chaque expérience.

6/ Traitements phytosanitaires

Les traitements phytosanitaires ont été limités à des fumigations au "Bladafum" (produit commercial à base de parathion), destinées à lutter contre les invasions répétées d'Aleurodes.

Les tomates n'ont souffert que de quelques attaques très isolées de champignons banaux. Quelques cas de viroses ont été observés ; les plantes atteintes ont été immédiatement supprimées.

III - SOLUTIONS NUTRITIVES

A - PREPARATION ET FORMULES

Les solutions nutritives ont été préparées à partir de sels purs. Leur pH est compris entre 5,7 (sol. I) et 6,1 (sol. III).

1/ Macro-éléments

Le tableau I donne les formules des différentes solutions utilisées.

TABLEAU I

Formules des solutions nutritives (grammes de sels/litre)

Sels	Première expérience			Seconde expérience
	solution I	solution II	solution III	solution III diluée (III/2,8)
$(NO_3)_2$ Ca, $4H_2O$	1,17	0,953	0,190	0,068
SO_4Mg, $7H_2O$	0,666	0,544	0,133	0,048
PO_4H_2K	0,181	0,181	0,181	0,065
PO_4HK_2	0,058	0,058	0,058	0,021
$PO_4H_2NH_4$	0,059	0,059	0,059	0,021
NO_3K	0,070	0,353	0,876	0,314
NO_3NH_4	0,103	0,023	0,127	0,045
SO_4K_2	-	-	0,402	0,144
$SO_4(NH_4)_2$	0,020	0,086	-	-
Total	2,32	2,26	2,03	0,726

Les concentrations équivalentaires correspondantes seront données dans le tableau II (page 35).

2/ Oligo-éléments

Les quantités d'oligo-éléments qui doivent être apportées par la solution nutritive pour assurer une alimentation convenable des plantes sont souvent encore assez mal précisées et les formules proposées varient sensiblement d'un auteur à l'autre, ne serait-ce que par suite des interactions qui font dépendre la formule oligo-dynamique du reste des éléments présents dans le milieu.

Pour ces expériences, les quantités d'oligo-éléments ajoutées aux solutions nutritives ont été fixées d'après les données de la bibliographie, en particulier d'après les formules de la station de recherches de Long Ashton et d'après celles proposées par Arnon et Hoagland. Dans le cas des solutions I, II et III ces quantités ont été de :

Mn ..... 0,50 p.p.m.
Cu ..... 0,04 p.p.m.
Zn ..... 0,05 p.p.m.
B ..... 0,50 p.p.m.
Mo ..... 0,02 p.p.m.

A quoi il faut ajouter 0,40 p.p.m. de Cl, cet élément ayant été reconnu indispensable à la tomate (Broyer, Carlton, Johnson et Stout, 1954).

Le fer a été apporté, à raison de 6 p.p.m. sous forme de complexe EDTA - K - Fe, préparé suivant les indications données par Jacobson (1951).

Dans le cas de la solution III diluée, la concentration en oligo-éléments est diminuée dans les mêmes proportions que la concentration en macro-éléments.

B - IMPURETES

L'eau déminéralisée employée pour la préparation des solutions a été régulièrement contrôlée. Les traces de macro-éléments qui ont été dosées ont toujours été d'un ordre de grandeur négligeable (50 à 200 γ de potassium, 50 à 100 γ de calcium, 50 à 400 γ de magnésium et 150 à 1500 γ de sodium pour un litre).

En revanche, il faut tenir compte du potassium apporté par le complexe EDTA - K - Fe (soit 12 mg de potassium par litre de solution, pour un apport de 6 p.p.m. de fer).

Les traces d'oligo-éléments apportées par l'eau et le matériel de culture n'ont pas été évaluées, la nature du travail entrepris ne l'exigeant pas.

IV - RECOLTES

Les récoltes ont été échelonnées au cours de tout le cycle de végétation et les plantes récoltées entières, racines comprises.

Le nombre de plantes prélevées par récolte est indiqué, pour chaque expérience, au chapitre correspondant.

Les récoltes ont toujours été faites le matin.

Dans certains cas, les racines ont été analysées à part.

Les parties des tomates éliminées en cours de culture (pousses axillaires, feuilles sèches, etc.) ont été conservées jusqu'à la récolte des plantes correspondantes. Elles ont généralement été analysées à part, mais on en a tenu compte pour le calcul des taux d'éléments réalisés dans les plantes entières comme pour celui de leur consommation.

Les parties aériennes ont été séchées sans subir aucune manipulation préalable. Les racines ont été rincées rapidement, à plusieurs reprises, à l'eau déminéralisée, pour éliminer la solution nutritive, puis épongées avec du papier filtre.

CHAPITRE III

TECHNIQUES ANALYTIQUES
EXPRESSION DES RÉSULTATS

I - OPERATIONS PRELIMINAIRES

Les plantes ont été séchées à l'étuve entre 70 et 80°, puis réduites en poudre dans un broyeur électrique à couteaux, sauf dans le cas des échantillons contenant du calcium radioactif. Ceux-ci ont été broyés dans un broyeur à billes, dans des pots d'acier parfaitement étanches et faciles à décontaminer.

Pour le dosage de l'azote, l'attaque préliminaire de la matière végétale a été faite, suivant la technique de Jodlbauer, par l'acide sulfurique concentré, en présence de phénol et de poudre de zinc, avec le catalyseur de Dumazert et Marcelet. En présence de phénol, les nitrates sont transformés en nitrophénols, qui sont ensuite réduits en aminophénols par l'hydrogène dégagé par la réaction du zinc avec l'acide sulfurique. Ces aminophénols passent enfin à l'état de sulfate d'ammonium au cours de l'attaque sulfurique, comme les autres composés azotés de la substance végétale. On évite ainsi les pertes d'azote nitrique qui risquent de se produire dans l'attaque classique selon Kjeldahl.

Mode opératoire : - Introduire dans un matras de 100 ml, 50 à 100 mg, de matière végétale sèche, + 3 ml de SO_4H_2 pur concentré + 10 gouttes d'acide phénol sulfurique (250 g de phénol dans 1000 ml de SO_4H_2 pur concentré).

- Laisser reposer deux heures, chauffer, si nécessaire, jusqu'à dissolution. Laisser refroidir.

- Ajouter 200 mg de poudre de zinc.

- Laisser reposer une nuit.

- Ajouter 100 mg de catalyseur de Dumazert et Marcelet.

- Chauffer et maintenir l'ébullition deux heures après la décoloration.

Les dosages de phosphore, de soufre, de potassium, de calcium et de magnésium ont été faits à partir de la solution de reprise chlorhydrique des cendres. La calcination a été conduite à 420 - 430°, sur des lots de un à deux grammes de matière végétale sèche. Les cendres ont été reprises par l'acide nitrique, pour achever la destruction des dernières traces de matière organique, puis, après évaporation, et après une seconde calcination, par l'acide chlorhydrique.

On a recherché quelles pouvaient être dans ces conditions les pertes entraînées au cours d'une calcination simple (sans addition d'une substance protectrice) pour le soufre et pour le phosphore. A partir d'un lot de matière sèche homogénéisée, on a fait dans chaque cas quinze calcinations et autant de destructions par voie humide : attaque sulfo-nitro-perchlorique en vue du

dosage du phosphore, attaque nitro-perchlorique en vue du dosage du soufre (cette dernière opération ayant été conduite en matras ouvert est elle-même susceptible d'avoir entraîné quelques pertes de soufre). Dans les deux cas, les résultats obtenus à partir des cendres sont significativement plus faibles que les autres. Dans le cas du soufre, la perte à la calcination représente environ 5 % du soufre présent dans le produit de la destruction par voie humide. Cette perte est de l'ordre de 6 à 7 % pour le phosphore.

Ces pertes à la calcination paraissent être toujours du même ordre : l'accord obtenu entre les résultats des dosages faits sur le produit de deux calcinations différentes est satisfaisant. Même s'ils sont entachés d'une légère erreur en valeur absolue, ces résultats paraissent valablement comparables entre eux. En conséquence, pour simplifier les opérations, les dosages de soufre et de phosphore ont été faits à partir des cendres, (et sans emploi de substance protectrice à la calcination). Mais nous avons regretté de ne pouvoir utiliser en vue du dosage du soufre une méthode de destruction plus sûre comme celle de Bertrand et Silberstein (Silberstein, 1928), malheureusement trop longue pour des séries importantes de dosages.

II - TECHNIQUES DE DOSAGES PROPREMENT DITES

1/ Dosage de l'azote total

Tout l'azote présent dans la matière végétale est amené par l'attaque à l'état de sulfate d'ammonium. Le dosage se réduit à une distillation et à un titrage d'ammoniac, dans l'appareil et suivant la méthode de Maume, Bouat et Dulac (1934). L'ammoniac libéré en présence d'un excès de soude, est entraîné par un courant de vapeur d'eau, et le distillat ammoniacal est recueilli dans une solution d'acide borique (à 4 % dans l'eau), en présence de rouge de méthyle, ce qui permet le titrage acidimétrique direct par une solution d'acide chlorhydrique N/70.

Chaque dosage a été fait directement sur le produit d'une attaque (le matras ayant servi pour cette attaque s'adaptant à l'appareil à distiller).

2/ Dosage du phosphore

Le phosphore a été dosé par spectrophotomètrie du complexe jaune qu'il forme avec le nitro-vanado-molybdate d'ammonium (Fleury et Leclerc, 1943).

Mode opératoire : - Diluer la solution de reprise chlorhydrique des cendres de façon à avoir une concentration de 10 à 50 γ/ml de P.

- Introduire des prises de 5 ml dans des tubes de verre Pyrex.

- Mettre ces tubes au bain-marie à 20° pendant 25 mn.

- Ajouter dans chaque tube 10 ml de réactif nitro-vanado-molybdique (formule de Fleury et Leclerc).

- Remettre les tubes au bain-marie à 20° pendant 30 mn.

- Mesurer l'intensité de la coloration par spectrophotométrie d'absorption (Spectrophotomètre Jean et Constant : cuves de 2 ml, cellule antimoine, λ = 4500 Å).

- En déduire la concentration en phosphore par comparaison avec une courbe de référence.

3/ Dosage du soufre

Le soufre a été dosé par turbidimètrie, après précipitation sous forme de sulfate de baryum en milieu tampon acétique de pH 3,4 et en présence d'un produit tensio-actif, le Tween 20 (monolaurate de polyhydroxyéthylsorbitol) (Gils, Communication personnelle ; Blanc, Bertrand et Liander, 1955 ; Gils et Moumm, 1958).

Mode opératoire : - Diluer la solution de reprise chlorhydrique des cendres de façon à avoir une concentration de 20 à 40 γ/ml de S.

- Introduire des prises de 10 ml dans des béchers de 100 ml, forme haute.

- Neutraliser avec NaOH 2,5 N, en présence de phénol-phtaléine.

- Ajouter 2 ml de tampon acétique pH 3,4 (Acétate de soude cristallisé = 62,12 g ; acide acétique glacial = 287,5 ml, eau q. s. 500 ml).

- Introduire une baguette d'agitation de 1 cm.

- Ajouter trois gouttes de Tween 20 et 500 mg environ de chlorure de baryum très finement broyé.

- Agiter 120 secondes sur la platine d'un agitateur magnétique chauffant (maintenir une température de 30° environ).

- Laisser reposer 15 minutes.

- Mesurer l'intensité du trouble par turbidimétrie (Electrophotomètre Meunier : filtre vert).

- En déduire la concentration en soufre par comparaison avec une courbe de référence.

4/ Dosage du potassium

Le potassium a été dosé par photométrie de flamme.

Mode opératoire : - Diluer la solution de reprise chlorhydrique des cendres de façon à avoir une concentration de 50 à 200 γ/ml de K.

- Passer dans la flamme du photomètre (flamme air-acétylène, radiation K = 767 mμ, séparation par filtre optique, mesure par cellule photo-électrique).

- En déduire la concentration en potassium par comparaison avec une courbe de référence.

5/ Dosage du calcium

Le calcium a été dosé par complexométrie ; on a procédé au titrage direct par le Versénate (Dihydrate du sel disodique de l'acide éthylène diamino-tétracétique = Complexon III), en présence de Murexide (Purpurate d'ammonium), servant d'indicateur de fin de réaction (Mazoyer, 1954).

Mode opératoire : - Prendre 5 à 10 ml de la solution de reprise chlorhydrique des cendres.

- Ajouter 2 ml d'une solution de cyanure de potassium à 1 ‰ (pour bloquer les interférences éventuelles de certains autres ions) et 300 mg de poudre d'indicateur (0,200 g de Murexide broyée avec 40 g de sulfate de potassium).

- Ajouter la quantité nécessaire de NaOH 2,5 N pour atteindre un pH de 12. Agiter.

- Titrer par le versénate.

Quand les différentes catégories d'organes ont été analysées séparément, les faibles quantités de matériel végétal disponibles pour certains échantillons et la faible teneur en calcium de quelques uns d'entre eux nous ont obligée à avoir recours à la photométrie de flamme pour le dosage du calcium. Nous avons choisi la méthode de la surcharge pour l'appréciation des interférences.

6/ Dosage de magnésium

Le magnésium a été dosé par complexométrie ; on a dosé la somme calcium + magnésium ; par titrage direct au Versénate (Complexon III) en présence de Noir d'Eriochrome T, servant d'indicateur de fin de réaction ; connaissant la quantité de calcium présente dans la prise, on calculait la quantité de magnésium par différence (Mazoyer, 1954).

Mode opératoire : - Prendre 5 à 10 ml de la solution de reprise chlorhydrique des cendres.

- Ajouter 2 ml d'une solution de cyanure de potassium à 1 ‰ (comme dans le cas du dosage du calcium seul) et 10 gouttes d'une solution de Noir d'Eriochrome T (0,200 g de Noir d'Eriochrome T ; 2 g de chlorhydrate d'hydroxylamine ; alcool méthylique q. s. 50 ml).

- Ajouter la quantité nécessaire d'une solution tampon (67,5 g de chlorure d'ammonium ; 570 ml d'ammoniaque concentrée ; eau q. s. 1000 ml) pour atteindre un pH de 10,1.

- Titrer par le Versénate.

III - PRECISION DES DOSAGES

A partir de chaque échantillon végétal récolté on a fait, pour l'azote, deux attaques et un dosage sur le produit de chaque attaque (quand l'écart entre les résultats obtenus était supérieur à 1 %, on refaisait deux autres attaques) ; pour les autres macro-éléments, deux calcinations ont été faites et au moins deux dosages pour chaque élément sur chaque lot de cendres (on disposait donc de quatre résultats analytiques par échantillon).

1/ Azote

Chaque dosage d'azote portait sur 50 à 100 mg de matière végétale sèche, contenant 2 à 6 mg d'azote. L'écart entre deux dosages est généralement inférieur à 1 %.

2/ Phosphore

La solution diluée sur laquelle on a dosé le phosphore contenait comme nous l'avons vu, 10 à 50 γ/ml de phosphore (ce qui correspondait à 1 à 5 mg de matière végétale sèche). L'écart entre deux dosages faits sur une même cendre est le plus souvent inférieur à 1 % et ne dépasse pas 2 %. Le coefficient de variation (estimation de l'écart-type rapporté à la moyenne) a été calculé sur l'ensemble des résultats obtenus à partir de deux cendres différentes. Coefficient de variation de l'ordre de 2 à 4 %.

3/ Soufre

La solution préparée en vue du dosage du soufre contenait 20 à 40 γ/ml de soufre (ce qui correspondait à 4 à 10 mg de matière végétale sèche). Coefficient de variation de l'ordre de 3 %.

L'écart entre plusieurs dosages faits à partir d'une même cendre est du même ordre ; la méthode de dosage employée est en effet assez délicate à manier ; comme pour toutes les méthodes de dosages turbidimétriques, sa fidélité dépend étroitement de la constance des conditions dans lesquelles on opère (température, etc).

4/ Potassium

Le potassium a été dosé sur une solution diluée de façon à contenir 50 à 200 γ/ml de potassium (ce qui correspondait à 2 à 4 mg de matière végétale sèche). Coefficient de variation de l'ordre de 2 à 5 %.

5/ Calcium et magnésium

Le calcium et le magnésium ont été dosés sur des prises de solution correspondant à 50 à 200 mg de matière végétale sèche et contenant 500 à 1500 γ de calcium et 200 à 400 γ de magnésium. Pour le calcium : coefficient de variation de l'ordre de 1 à 4 %. Pour le magnésium : coefficient de variation de l'ordre de 3 %.

Il faut noter que très souvent les écarts entre les résultats obtenus à partir de deux destructions différentes paraissent provenir plus de l'hétérogénéité difficile à réduire, même après plusieurs broyages, de certains échantillons (tiges âgées, fibreuses) que des erreurs imputables aux méthodes elles-mêmes.

IV - MESURES DE RADIOACTIVITE

Dans le cas des expériences où nous avons utilisé le calcium marqué, les mesures de radioactivité ont été faites directement sur le matériel végétal sec. Notre équipement et le nombre des échantillons à étudier ne permettait pas d'envisager le traitement du matériel radioactif en vue de la précipitation du calcium sous forme d'oxalate. Les précautions nécessaires ont été prises pour limiter les erreurs entraînées par l'auto-absorption à l'intérieur des échantillons : cinq à six milligrammes de poudre végétale extrêmement fine étaient placés dans des coupelles d'aluminium de 25 mm de diamètre, puis étalés très soigneusement avec quelques gouttes d'alcool à 95°. Les coupelles ainsi préparées subissaient un premier séchage sous une lampe à infra-rouge, puis un second séchage à l'étuve.

Pour chaque échantillon, c'est-à-dire pour chaque catégorie d'organes de chaque plante, on préparait trois coupelles.

Les mesures de radioactivité ont été faites avec un compteur de Geiger à fenêtre, malheureusement dépourvu de système de passage automatique des coupelles. La nécessité de faire des comptages sur plus de mille coupelles nous a obligés à limiter le temps de comptage à dix minutes par coupelle. La plupart de nos comptages ne portent ainsi que sur quelques centaines de coups.

Dans ces conditions le coefficient de variation des comptages faits sur trois coupelles différentes et exprimés en coups minute par milligramme de matière sèche atteint rarement 10 %.

Il nous a donc paru admissible d'adopter cette façon de faire, compte tenu de l'importance des différences observées entre les différents échantillons.

Le résidu sec de quantités connues de solutions nutritives, a également fait l'objet de comptages de radioactivité. Le taux de radioactivité de ces solutions et les quantités de calcium qu'elles contenaient étant exactement connus, il a été possible de traduire en poids de calcium total les résultats exprimés en coups minutes par milligramme de matière sèche.

V - EXPRESSION DES RESULTATS

Nous avons exprimé la composition des solutions nutritives non seulement en masses d'éléments, donnée brute ne faisant appel par essence à aucune interprétation, mais aussi en équivalents-grammes. Il s'agit en effet de solutions salines et dans ce cas les équivalents grammes-représentent les unités les plus comparables sur le plan chimique.

Les données relatives à la composition et à la consommation des plantes ont été exprimées en masses d'éléments. Mais, à côté de l'expression pondérale des résultats, nous avons souvent utilisé les équivalents-grammes. Pour comparer la composition des solutions à celle des plantes, il était en effet commode d'utiliser les mêmes unités. Accessoirement, il était également commode de faciliter ainsi la comparaison avec les résultats des auteurs qui ont adopté cette notation. Il est évident que, ce faisant, nous ne cherchions pas à donner une représentation de la composition minérale réelle du végétal. L'approximation eût été à la rigueur acceptable pour les cations, mais non pour les anions.

Nous avons calculé d'une part les taux d'éléments dans la plante par rapport à la matière végétale sèche, d'autre part les quantités totales d'éléments prélevées dans le milieu. La limitation ou l'exaltation de la croissance peuvent en effet entraîner des phénomènes de dilution ou de concentration. On risque alors, à la seule vue des teneurs en éléments pour un poids donné de matière végétale, de ne pas se rendre compte des variations du rythme d'absorption (Rose et Mac Calla, 1944).

CHAPITRE IV

EFFETS DE TROIS VALEURS DIFFÉRENTES DES RAPPORTS EXISTANT DANS LE MILIEU ENTRE LES TROIS PRINCIPAUX CATIONS RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

I - BUT ET PLAN DE L'EXPERIENCE

A - BUT POURSUIVI

Il s'agissait d'étudier les effets, au cours du temps, des variations des concentrations du potassium, du calcium et du magnésium dans le milieu, la somme totale des cations restant constante. Les conditions expérimentales devaient permettre de raisonner valablement sur les équilibres entre les différents éléments, dans le milieu d'une part, dans la plante d'autre part, le centre d'intérêt du travail étant fixé sur ce point.

Des expériences préliminaires avaient montré la sensibilité de la tomate à une carence en calcium induite en présence d'une quantité relative élevée de potassium. Les conditions d'apparition et l'évolution au cours du temps d'une carence en calcium de ce type n'avaient encore guère été étudiées. Nous avons donc cherché à obtenir des données précises sur ce point. C'est pourquoi nous avons choisi pour un des traitements une formule de solution nutritive calculée, en fonction de résultats précédemment obtenus, de manière à provoquer cette déficience.

B - SCHEMA EXPERIMENTAL

Nous ne donnerons que les détails particuliers à la présente expérience, sans revenir sur les indications générales déjà données au chapitre II.

1/ Nombre, disposition et nature des traitements

Cette expérience comporte trois traitements, correspondant aux solutions nutritives I, II et III.

Chaque traitement comporte quatre parcelles de quatre plantes chacune. Les parcelles sont réparties en quatre blocs ; leur emplacement à l'intérieur de chaque bloc est fixé par tirage au sort.

Dans les trois traitements, le rapport de la somme des cations à la somme des anions, pratiquement égal à un, reste le même. A l'intérieur de leur somme constante les proportions entre les anions sont toujours les mêmes, soit en équivalents :

NO_3^- = 60 %

$PO_4H_2^-$ = 11 %

$SO_4^=$ = 29 %

Contrairement à un usage répandu, nous avons choisi de représenter ici l'ion phosphate sous sa forme monovalente $PO_4H_2^-$ et non sous sa forme trivalente $PO_4^{\equiv}$. Ce choix, qui était déjà celui de Wallace et Bear (1949), rend compte de façon suffisamment satisfaisante des équilibres ioniques réels(1).

Les proportions adoptées ont été fixées en fonction des résultats d'expériences préliminaires et peuvent être considérées comme proches d'un "optimum" relatif.

Les trois traitements diffèrent par la valeur du rapport $K^+/(Ca^{++} + Mg^{++})$, la somme des trois cations (exprimée en équivalents) restant constante ; il en résulte que les concentrations relatives du potassium d'une part, de la somme $(Ca^{++} + Mg^{++})$ d'autre part, varient en même temps. Le rapport Ca^{++}/Mg^{++} reste - approximativement tout au moins - le même dans tous les cas. Sa valeur a été fixée en fonction des résultats d'expériences précédentes. Le rapport choisi correspond à peu près, d'une part à celui qui se réalise dans les tissus de la tomate adulte saine cultivée sur terreau (analyse de la plante entière), d'autre part au rapport dit "optimum" qu'on peut calculer, d'après la méthode des variantes systématiques de Homès (1955), appliquée à des valeurs de rendement que nous avions enregistrées dans des expériences préliminaires.

Une partie de l'azote est apportée sous forme ammoniacale. La somme totale des cations - $(NH_4^+ + K^+ + Ca^{++} + Mg^{++})$ - étant constante, la valeur des rapports NH_4^+/K^+ et $NH_4^+/(Ca^{++} + Mg^{++})$ varie d'un traitement à l'autre.

Les trois équilibres suivants ont été réalisés :

Solution	NH_4^+	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	ΣC
I	10	14	49	27	100
II	10	28	40	22	100
III	10	77	8	5	100

ou, en faisant abstraction de NH_4^+ :

---

(1) En tenant compte des constantes de dissociation de PO_4H_3, $PO_4H_2^-$ et $PO_4H^=$, égales respectivement à $1,1.10^{-2}$, $7,5.10^{-8}$ et $4,8.10^{-13}$, un calcul élémentaire montre qu'à pH6, pour un atome-gramme de phosphore, on trouve 0,935 ion-gramme de $PO_4H_2^-$, 0,0705 de $PO_4H^=$, $3,4.10^{-8}$ de $PO_4^{\equiv}$ et $0,85.10^{-4}$ de PO_4H_3 non dissocié, c'est-à-dire un nombre global de charges négatives égal à 1,076 par atome de phosphore introduit. L'erreur commise en assimilant tous les ions phosphoriques à des ions monovalents est donc inférieure à 10 % dans le cas des solutions nutritives que nous avons utilisées.

Solution	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	ΣC
I	15	55	30	100
II	30	45	25	100
III	85	9	6	100

Les proportions choisies pour la solution II correspondent à ce qu'on pourrait considérer, d'après les résultats d'expériences préliminaires, comme un "optimum" relatif.

Les tableaux II et III donnent les concentrations et les valeurs de leurs rapports, exprimées en milli-équivalents et en poids, pour les trois solutions nutritives.

TABLEAU II

Composition des milieux nutritifs : concentrations
(Il est tenu compte de l'apport de potassium par le complexe ferrique)

	Traitement	Quantités apportées par litre de solution nutritive					
		N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	I	0,195	0,068	0,091	0,118	0,198	0,066
	II	"	"	"	0,227	0,162	0,054
	III	"	"	"	0,612	0,032	0,013
milli-équivalents	I	14	2,2	5,7	3	9,9	5,4
	II	"	"	"	5,8	8,1	4,4
	III	"	"	"	15,6	1,6	1,1

TABLEAU III

Composition des milieux nutritifs : rapports

	Traitement	N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	K/(Ca + Mg)	Ca/Mg
rapports élémentaires	I	2,87	2,14	0,74	1,03	0,60	1,79	0,45	3
	II	"	"	"	1,26	1,40	4,20	1,03	3
	III	"	"	"	5,23	19,2	47,1	13,6	2,46
rapports ioniques	I	6,35	2,45	3,85	0,41	0,30	0,56	0,20	1,83
	II	"	"	"	0,50	0,70	1,31	0,47	1,84
	III	"	"	"	2,03	9,60	14,5	5,79	1,50

2/ Concentration et rythme de renouvellement des solutions nutritives

Il fallait choisir une concentration globale et un rythme de renouvellement, identiques pour les trois traitements, et assurant à la fois, comme nous l'avons déjà dit, un apport largement suffisant en valeur absolue de chaque élément et une constance satisfaisante de la composition du milieu nutritif.

D'après des expériences préliminaires non décrites dans ce mémoire, on connaissait l'ordre de grandeur des quantités d'éléments exportées par la tomate "Groseille rouge" dans le cas d'une croissance normale. Ces données ont servi de point de départ à nos calculs.

Si M est la masse de chaque élément prélevée par une plante au cours du cycle de végétation, si c est la concentration de cet élément dans le milieu (tableau II), la quantité de solution nécessaire pour apporter M est :

$$\frac{M}{c} = x \text{ litres}$$

La valeur de M avait été précédemment établie. Les valeurs de c étaient fixées par le choix :

a) des rapports entre éléments ;

b) d'une concentration globale de 40 m. eq./l. environ (concentration généralement considérée comme convenable pour la culture sans sol de la tomate).

Pour calculer une valeur de x permettant d'éviter l'épuisement du milieu, il fallait multiplier M par un facteur suffisamment élevé. Nous avons adopté pour nos calculs le coefficient k = 4.

Ce qui nous donnait :

k M	NO_3^-	= 440 m. eq.	ou N	= 6,15 g
"	$PO_4H_2^-$	= 53 "	P	= 1,65 g
"	SO_4^-	= 160 "	S	= 2,55 g
"	K^+	= 240 "	K	= 9,40 g
"	Ca^{++}	= 380 "	Ca	= 7,60 g
"	Mg^{++}	= 220 "	Mg	= 2,65 g

D'où le calcul de x, donné ici, à titre d'exemple avec les valeurs de M et de c en m. eq., pour le potassium et le calcium :

$$\frac{kMK}{c} = \begin{cases} \text{Sol. I} : \dfrac{240}{3,01} = 80 \text{ litres} \\ \text{Sol. II} : \dfrac{240}{5,81} = 41 \text{ litres} \\ \text{Sol. III} : \dfrac{240}{15,61} = 15 \text{ litres} \end{cases}$$

$$\frac{kMCa}{c} = \text{Sol. I} : \frac{380}{9,90} = 38 \text{ litres}$$

$$\text{Sol. II} : \frac{380}{8,10} = 47 \text{ litres}$$

$$\text{Sol. III} : \frac{380}{1,62} = 236 \text{ litres}$$

Nous avons pris comme base d'appréciation la valeur de x la plus élevée (arrondie à 250 litres) et, tenant compte de la capacité des vases de cultures et de la durée prévue pour l'expérience, nous avons calculé que les solutions nutritives devaient être renouvelées tous les trois ou quatre jours.

Si la valeur de k = 4 avait été rigoureusement exacte, il aurait fallu s'attendre, à la période de croissance la plus active, à des variations de concentration dans le milieu dépassant largement 25 %.

Mais, dans la réalité, et bien que M eût été calculé à partir des prélèvements des parties aériennes seules de tomates cultivées sur terreau, k se trouvait être nettement supérieur à 4. En effet on a choisi pour l'ensemble de l'expérience une valeur de x capable d'apporter en quantité suffisante (par rapport aux exigences d'une plante normale) l'élément présent à la concentration la plus faible (relativement aux besoins), et ceci pour la solution III sur laquelle on pouvait prévoir que la plante serait défavorisée.

La valeur adoptée pour k dans les calculs ne pourrait être plus élevée. Pour que k fut supérieur à 4, il eût fallu soit augmenter la concentration globale de la solution au delà d'une valeur raisonnable, soit renouveler le milieu encore plus fréquemment, ce qui, pratiquement, était difficilement réalisable.

L'estimation de la consommation réelle d'éléments par les tomates des différents traitements montrera que cette valeur de k limitait de façon acceptable les variations de la composition du milieu.

3/ Mise en expérience

Les jeunes plantes ont été mises en expérience le 55ème jour après le semis (28 avril).

4/ Récoltes

Les premières récoltes, faites avant la mise en place, groupent en un lot unique pour l'analyse :

- 1900 plantules au 32ème jour,
- 44 " " 55ème "

Lors des récoltes suivantes, une plante par parcelle a été tirée au sort à chaque récolte. Les quatre plantes ainsi prélevées pour chaque traitement ont été groupées par lots de deux en vue de l'analyse (celles en provenance des blocs A et C d'une part ; celles des blocs B et D d'autre part). A chaque traitement correspondent donc deux échantillons distincts et chaque résultat analytique définitif correspond à la moyenne des deux résultats partiels obtenus à partir des dosages faits sur chacun de ces échantillons.

II - EVOLUTION DU MILIEU NUTRITIF EN COURS DE CULTURE

A - CONSOMMATION D'ELEMENTS

Les quantités d'éléments consommées pendant diverses périodes ont été déterminées par analyse de la plante. Ces quantités, ramenées à l'intervalle de temps séparant deux renouvellements successifs du milieu, permettent de calculer la consommation moyenne entre deux de ces renouvellements. Le calcul a été fait pour des intervalles de temps de quatre jours ce qui est la durée maximale entre deux renouvellements, souvent plus fréquents, autrement dit les chiffres figurant au tableau IV représentent des consommations moyennes maximales.

TABLEAU IV

Consommation moyenne des macro-éléments fournis entre deux renouvellements du milieu
(exprimée en grammes pour cent des quantités apportées)

Traitement	Période	N	P	S	K	Ca	Mg
I	55ème au 76ème jour	4,7	2	1,1	6,5	1,9	1,1
	76ème au 99ème jour	14,7	14,9	3,8	19,9	6	3,8
	99ème au 117ème jour	12,2	9,7	2,5	15,5	9,7	6,9
	117ème au 132ème jour	19,1	15,8	12,3	22	12,5	7,3
II	55ème au 76ème jour	4,3	1,9	1,3	3,6	2,2	1,1
	76ème au 99ème jour	12,3	5,2	0,2	9,5	6,1	4,7
	99ème au 117ème jour	19,3	17,2	5,4	17,3	14,2	9,5
	117ème au 132ème jour	9	5,6	5,9	5,9	9,7	2,6
III	55ème au 76ème jour	4,1	1,9	0,9	1,5	7,2	3,4
	76ème au 99ème jour	15,7	6,4	6,5	6,3	18	13,8
	99ème au 117ème jour	5,3	4,7	-	4,1	3,3	2,3
	117ème au 132ème jour	8,5	2,2	4,3	5,2	17,7	20,1

De ces données on peut déduire l'amplitude maximale des écarts par rapport à la formule choisie ou, en langage plus imagé, la hauteur des "dents de scie" qui traduisent l'évolution du milieu, à défaut d'une constance parfaite.

Si les éléments, comme on pouvait s'y attendre, ne sont pas absorbés dans les proportions mêmes ou ils sont apportés, la consommation de chacun d'entre eux n'a dépassé à aucun moment 20 % de la quantité offerte et s'est maintenue généralement en dessous de 20 % et même de 10 %.

Le tableau V permet de se rendre compte de l'importance des variations des rapports entre éléments dans le milieu.

TABLEAU V

Valeurs prises par les rapports (en poids) entre macro-éléments dans la solution nutritive dans l'intervalle séparant deux renouvellements du milieu

Traitement	Période	N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	K/(Ca + Mg)
I	Rapport initial	2,87	2,14	0,75	1,03	0,60	1,79	3	0,45
	55ème au 76ème jour	2,82	2,07	0,74	1,03	0,57	1,73	3,02	0,43
	76ème au 99ème jour	2,90	1,90	0,66	0,92	0,48	1,43	2,97	0,36
	99ème au 117ème jour	2,82	1,93	0,69	1	0,53	1,55	2,94	0,39
	117ème au 132ème jour	2,78	1,77	0,64	0,94	0,50	1,44	2,88	0,37
II	Rapport initial	2,87	2,14	0,75	1,26	1,40	4,20	3	1,05
	55ème au 76ème jour	2,83	2,08	0,74	1,25	1,37	4,12	3	1,03
	76ème au 99ème jour	2,68	1,89	0,70	1,25	1,34	3,99	2,99	1
	99ème au 117ème jour	2,83	1,83	0,65	1,15	1,34	3,84	2,86	1
	117ème au 132ème jour	2,79	2,08	0,74	1,22	1,45	4,07	2,80	1,07
III	Rapport initial	2,87	2,14	0,75	5,23	19,1	47,1	2,46	13,6
	55ème au 76ème jour	2,83	2,08	0,73	5,33	20,4	48,3	2,37	14,4
	76ème au 99ème jour	2,60	1,93	0,74	5,72	22	51,8	2,35	15,4
	99ème au 117ème jour	2,89	2,89	-	5,13	19,1	46,7	2,44	13,5
	117ème au 132ème jour	2,72	2,71	0,76	6,47	22,2	56,6	2,54	16

B - pH DES SOLUTIONS NUTRITIVES

Le pH des solutions nutritives avant utilisation reste compris entre 5,7 pour le traitement I et 6,1 pour le traitement III.

En début de culture, le pH ne varie pratiquement pas entre deux renouvellements du milieu. Par la suite il tend à s'élever. Quatre semaines après la mise en place de l'expérience, cette élévation du pH est de deux ou trois dixièmes d'unité au bout de quatre jours. En fin de culture, le pH atteint en quatre jours, dans certains pots, 6,7 pour les traitements I et II et jusqu'à 7,4 pour le traitement III.

III - CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET ASPECT DES PLANTES

A - CROISSANCE EN LONGUEUR, POIDS DE RECOLTE ET TENEUR EN EAU

Le tableau VI rassemble toutes les données relatives à la longueur atteinte par la tige principale, au poids de matière sèche formée par une plante et à la teneur en eau des plantes à la récolte.

Les graphiques (Fig. 2 et 3) traduisent l'évolution en fonction du temps des deux premières séries de données.

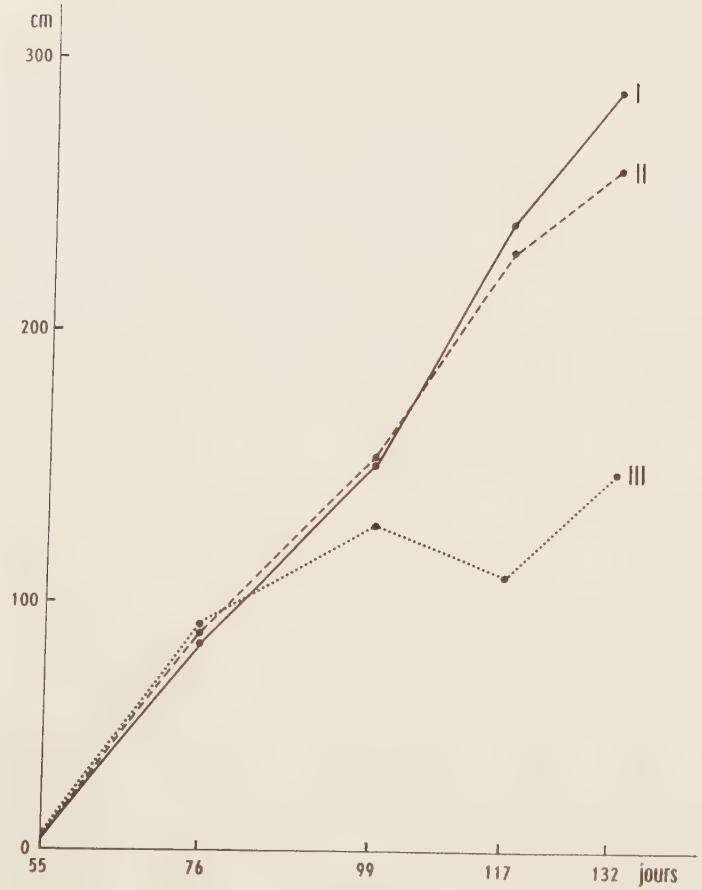

Figure 2

Croissance en longueur de la tige.

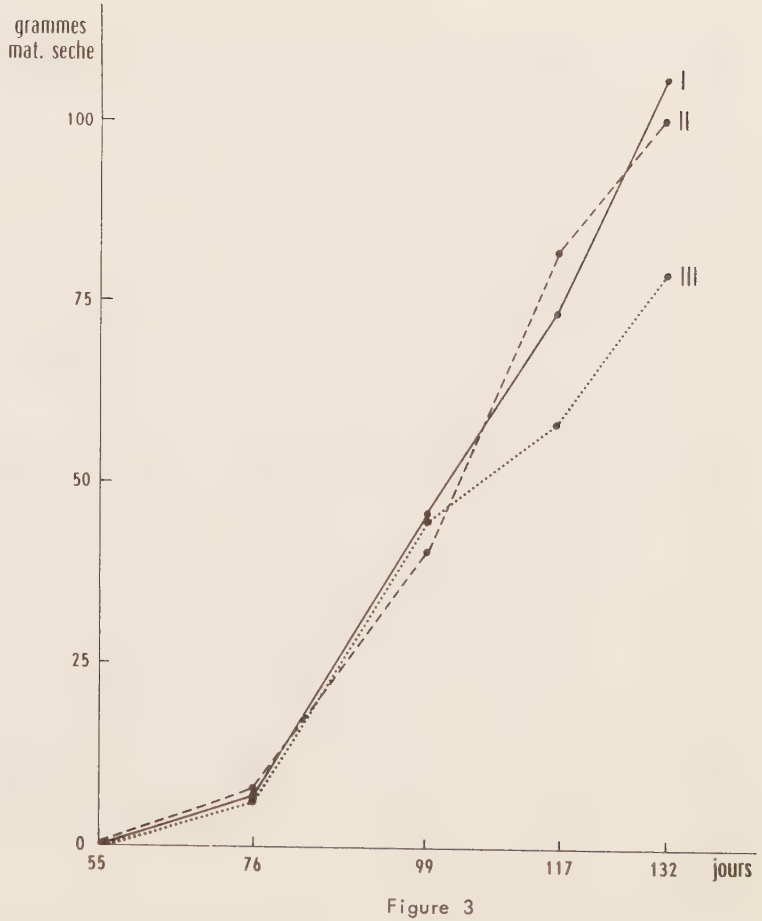

Figure 3

Poids de récolte en fonction du temps.
(Matière sèche totale formée par une plante).

TABLEAU VI

Poids de récolte, longueur de la tige et teneur en eau

P.V. = Parties végétatives - F. = Fruits
Poids mat. sèche = Poids de matière sèche formée par une plante
Longueur = Longueur de la tige principale mesurée du collet à l'extrêmité de la pousse sommitale
Eau = Teneur en eau exprimée pour cent de matière végétale fraîche

	I				II				III			
	Poids mat. sèche g	Longueur cm	Eau %		Poids mat. sèche g	Longueur cm	Eau %		Poids mat. sèche g	Longueur cm	Eau %	
			P. entière				P. entière				P. entière	
32 jours	/	/	/		0,004	/	93,1		/	/	/	
55 jours	/	/	/		0,26	/	91,3		/	/	/	
76 jours	7,4	59	92		7,5	56	92,5		7,2	57	92,5	
99 jours	45	151	89		40,1	153	89		44,8	130	90	
			P.V.	F.			P.V.	F.			P.V.	F.
117 jours	72,8	240	88	90	81,2	230	89	90	57,8	110	90	95
132 jours	105,1	290	89	91	99,5	260	87	91	78	150	88	88

La production de fruits a été la suivante (poids de matière sèche en grammes par plante) :

	Traitement		
	I	II	III
117ème jour	4,3	5,1	1
132ème jour	7,8	7,3	1,5

B - DEVELOPPEMENT ET ASPECT DES PLANTES

Trente deux jours après le semis, les plantules ont de deux à cinq feuilles ; au 55ème jour, elles en ont une dizaine.

La première inflorescence est apparue vers le 62ème jour ; son rang d'insertion est variable et se situe au dessus des neuf à treize premières feuilles. La floraison a débuté le 66ème jour. Les traitements n'ont eu aucune influence sur la date de la floraison.

Au 76ème jour, toutes les plantes sont saines, vigoureuses et comparables entre elles, quel que soit le traitement. Elles ont toutes cinq inflorescences visibles dont les premières portent des fleurs ouvertes ou prêtes à s'ouvrir.

C'est le 93ème jour, 38 jours après l'application des traitements que sont apparus les premiers symptômes visibles de troubles physiologiques chez certaines plantes du traitement III : dessèchement et atrophie des jeunes pousses sommitales ou axillaires et des extrémités d'inflorescences.

Au 99ème jour, les plantes des traitements I et II sont en bon état et portent une dizaine d'inflorescences visibles. Par contre, chez la plupart des plantes du traitement III, les pousses jeunes en voie de croissance se dessèchent et s'atrophient. La nécrose du sommet de la tige principale entraîne évidemment une réduction du nombre d'inflorescences (qui n'est que de quatre chez la plante la plus atteinte). Les premières grappes, quel que soit le traitement, portent quelques fruits encore verts, dont certains parvenus à leur taille définitive, mais dans l'ensemble le pourcentage de fleurs fécondées est très faible.

C'est le 109ème jour et le 112ème jour que les premièrs fruits mûrs ont été observés pour les traitements I et II, le 116ème jour pour le traitement III.

Au 117ème jour, les tomates des traitements I et II portent une quinzaine d'inflorescences. Leur croissance se poursuit. Il faut cependant signaler l'apparition de certains troubles : jaunissement des feuilles âgées, début de fanaison des pousses, début de nécrose (mais sans organismes pathogènes) des racines les plus anciennes (continuellement immergées). Les jeunes racines, qui continuent à se former, sont groupées en un coussinet dense, en dessous du collet, dans la zone superficielle qui n'est pas continuellement baignée par la solution ou qui n'est recouverte que d'une faible épaisseur de liquide. Les nécroses observées pourraient résulter d'une insuffisance d'aération.

A la même époque, les plantes du traitement III ne portent que cinq à huit inflorescences. La croissance en longueur de la tige principale est arrêtée. Le sommet est réduit à un moignon nécrosé. Le dessèchement des feuilles tend à se généraliser et débute habituellement par l'extrêmité distale. Presque toutes les inflorescences dont desséchées, nécrosées et ces plantes ne portent que très peu de fruits, dont certains sont atteints de "blossom - end - rot". Les racines ont le même aspect que celles des tomates des traitements I et II.

Au 132ème jour, soit 77 jours après le début de l'expérience, les plantes des traitements I et II portent jusqu'à dix-huit inflorescences. Chez certains individus, les quelques troubles observés se sont aggravés. L'état des tomates du traitement III s'est aggravé. Les nécroses gagnent la région du collet.

C - VARIABILITE INDIVIDUELLE

Seules les données relatives à la longueur de la tige se prêtent ici à l'appréciation de la variabilité individuelle à l'intérieur de chacun des lots de quatre plantes. Les chiffres sont les suivants (estimation de l'écart-type rapporté à la moyenne).

	Traitement		
	I	II	III
76ème jour	6,5 %	4 %	6,4 %
99ème jour	8,7 %	8,8 %	18,4 %
117ème jour	8,7 %	6,1 %	17 %
132ème jour	13,9 %	16 %	14,2 %

On voit que :

1/ Trois semaines après le début de l'expérience la variabilité individuelle :

a) est minimale ;

b) a une valeur qui peut être considérée comme usuelle ;

c) est pratiquement la même pour les trois traitements.

2/ Par la suite, la variabilité individuelle est plus élevée pour le traitement III que pour les deux autres traitements.

3/ En fin de végétation, elle s'élève pour tous les traitements.

D'où l'on peut conclure, malgré le petit nombre de plantes envisagé :

a) à la bonne homogénéité du lot de jeunes plantes choisies pour l'expérience ;

b) à une augmentation de la variabilité individuelle dans le cas d'un traitement défavorable et chez des plantes en plus ou moins mauvais état.

Il s'agit là d'un fait déjà signalé dans d'autres cas de déséquilibre trophique (Heller, 1953 ; Homès, 1953), pourvu que ce dernier ne soit pas trop sévèrement accusé : l'effet de bloquage du facteur limitant peut alors être tel qu'on observe au contraire une variabilité individuelle très réduite (on pourrait comprendre ainsi les résultats de Calmes, 1959). Certains aspects des courbes de variabilité individuelle données par Specht (1960), non plus pour la croissance, mais pour les teneurs en éléments, pourraient s'expliquer de la même manière ; l'ensemble du tracé de ces courbes est cependant difficile à interpréter.

D - CONCLUSIONS

Les tomates cultivées sur les solutions I et II ne diffèrent entre elles ni par la croissance (longueur de la tige et poids de matière végétale formée), ni par le développement et l'aspect extérieur.

Les tomates cultivées sur solution III sont nettement différentes des précédentes. Cette différence cependant n'apparaît qu'après le 76ème jour pour la taille et qu'après le 99ème jour pour le poids de récolte. Les premiers symptômes de déficience se manifestent d'une façon visible à partir du 93ème jour, soit 38 jours après le début de l'expérience. Les troubles observés sont caractéristiques de la carence en calcium chez la tomate (troubles atteignant d'abord les organes jeunes en voie de croissance). A aucun moment nous n'avons observé de symptômes de carence en magnésium (troubles atteignant d'abord les organes adultes). Nous reviendrons sur ce point.

Le dessèchement de la pousse sommitale qui a été observé chez quelques tomates des traitements I et II ne doit pas être confondu avec celui rencontré chez les plantes III. Il n'est apparu que beaucoup plus tardivement, tout à fait en fin de culture et toujours pendant une période de grosse chaleur (température de la serre supérieure à 40° C. à certaines heures de la journée). Il ne faut sans doute pas chercher ailleurs leur origine : Johnson et Hall (1953 et 1955) ont décrit des accidents analogues provoqués par des températures élevées.

IV - COMPOSITION MINERALE DES PLANTES

A - RESULTATS

Le tableau VII rassemble les données relatives aux jeunes plantes avant la mise en expérience.

TABLEAU VII

Jeunes plantes avant le début de l'expérience. Teneurs en macro-éléments et consommation

	Age	Teneurs (pour 100 g de mat. sèche)					
		N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	32 jours	5,82	1,12	0,61	6,47	1,84	0,73
	55 jours	5	0,87	0,53	4,33	1,98	0,69
milli-équivalents	32 jours	415	36	38	165	92	60
	55 jours	355	28	33	111	99	57
		Consommation (pour une plante entière)					
		N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	55 jours	0,013	0,002	0,002	0,011	0,005	0,002
milli-équivalents	"	0,94	0,06	0,12	0,28	0,25	0,16

Les tableaux VIII à X rassemblent les données relatives aux récoltes postérieures à l'application des trois traitements.

Azote : Qu'il s'agisse du niveau atteint par les teneurs en azote ou de leur évolution en fonction du temps, aucune différence entre les traitements n'est vraiment appréciable. Le taux d'azote diminue toujours à mesure que la plante vieillit.

Phosphore : La teneur en phosphore la plus forte s'observe chez les jeunes plantules âgées d'un mois. Elle diminue ensuite, sans qu'on puisse noter une variation régulière en fonction de l'âge.
En fin de végétation, les taux de phosphore sont plus faibles pour le traitement III (différence de l'ordre de 30 %).

Soufre : Les variations de la teneur en soufre sont en apparence assez anarchiques, difficiles à mettre en rapport avec le stade de développement ou le traitement.
Quant à la teneur en soufre au 99ème jour et pour le traitement III, il s'agit d'un résultat visiblement aberrant, le seul d'ailleurs, et qui s'explique si l'on tient compte du petit nombre de plantes analysées et de l'importance que peuvent avoir les écarts individuels.

TABLEAU VIII

Teneurs en macro-éléments dans la plante entière (Pour 100 g de matière sèche)

	Traitement	N				P				S				K				Ca				Mg			
		76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.
grammes	I	5,81	4,43	4,12	4,12	0,94	0,78	0,87	0,96	0,72	0,53	0,46	0,70	5,40	3,79	3,44	3,28	2,57	1,96	2,34	2,47	0,47	0,38	0,50	0,51
	II	5,85	4,37	4,14	4,03	0,90	0,65	0,93	0,89	0,81	0,45	0,48	0,58	5,47	3,95	3,99	3,75	2,40	1,80	2,11	2,27	0,44	0,43	0,47	0,44
	III	5,71	4,68	4,37	4	0,89	0,67	0,76	0,64	0,61	0,83	0,41	0,50	6,54	5,71	6,30	6,10	1,66	0,96	0,80	0,84	0,34	0,27	0,24	0,29
milli-équivalents	I	416	318	296	295	30	25	28	31	42	33	29	44	138	97	88	84	128	98	117	123	39	31	41	42
	II	419	313	297	288	29	21	30	29	51	28	30	36	140	101	102	96	120	90	105	113	36	35	39	36
	III	409	335	313	286	29	22	25	21	38	51	26	31	167	146	161	156	83	48	40	42	28	22	20	24

TABLEAU IX

Consommation de macro-éléments par une plante

	Traitement	N				P				S				K				Ca				Mg			
		76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j.	76 j.	99 j.	117 j.	132 j
grammes	I	0,43	2,01	2,99	4,32	0,07	0,35	0,63	1,01	0,05	0,24	0,34	0,73	0,40	1,69	2,50	3,44	0,19	0,88	1,70	2,59	0,04	0,17	0,36	0,53
	II	0,44	1,74	3,35	3,99	0,07	0,29	0,76	0,89	0,06	0,17	0,39	0,58	0,41	1,59	3,24	3,73	0,18	0,72	1,71	2,27	0,03	0,17	0,38	0,43
	III	0,41	2,08	2,53	3,12	0,06	0,30	0,44	0,50	0,04	0,36	0,24	0,39	0,47	2,57	3,64	4,76	0,12	0,43	0,46	0,67	0,02	0,12	0,13	0,23
milli-équivalents	I	30	143	215	310	2,3	11	20	33	3,1	15	21	46	10	44	64	88	9,5	44	85	129	2,9	14	30	44
	II	31	125	241	286	2,3	9	25	28	3,8	11	24	36	11	41	83	95	9	36	85	113	2,7	14	32	36
	III	29	149	181	223	1,9	10	14	16	2,7	23	15	24	12	66	93	122	6	22	23	33	2	10	11	19

TABLEAU X

Rapports entre macro-éléments dans la plante entière

	Age	N/P			N/S			P/S			P/Mg			K/Ca			K/Mg			K/(Ca + Mg)			Ca/Mg		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Rapports élémentaires	32 jours	5,20			9,55			1,83			1,54			3,52			8,86			2,52			2,52		
	55 jours	5,75			9,44			1,64			1,26			2,19			6,28			1,62			2,87		
	76 jours	6,18	6,51	6,42	8,07	7,22	9,37	1,31	1,11	1,46	2	2,04	2,62	2,10	2,28	3,94	11,5	12,4	19,2	1,78	1,93	3,27	5,47	5,46	4,88
	99 jours	5,68	6,72	6,98	8,36	9,72	5,64	1,47	1,45	0,81	2,05	1,51	2,48	1,93	2,20	5,96	9,98	9,18	21,8	1,62	1,77	4,64	5,16	4,18	3,55
	117 jours	4,74	4,45	5,74	8,96	8,64	10,7	1,89	1,94	1,85	1,74	1,98	3,16	1,48	1,90	7,90	6,88	8,49	26,3	1,21	1,55	6,06	4,68	4,49	3,34
	132 jours	4,29	4,53	6,25	5,89	6,95	8	1,37	1,53	1,28	1,88	2,02	2,21	1,33	1,66	7,27	6,43	8,52	21,2	1,10	1,38	5,40	4,84	5,16	2,89
Rapports ioniques	32 jours	11,5			10,9			0,95			0,60			1,76			2,75			1,09			1,53		
	55 jours	12,7			10,8			0,85			0,49			1,10			1,95			0,71			1,74		
	76 jours	13,9	14,5	14,1	9,91	8,22	10,8	0,71	0,57	0,76	0,77	0,81	1,04	1,06	1,15	1,88	3,54	3,89	5,97	0,83	0,90	1,51	3,28	3,33	2,96
	99 jours	12,7	14,9	15,2	9,64	11,2	6,57	0,76	0,75	0,43	0,81	0,60	1	0,98	1,10	2,99	3,13	2,89	6,63	0,75	0,81	2,09	3,16	2,57	2,18
	117 jours	10,6	9,9	12,5	10,2	9,91	12	0,97	1	0,96	0,68	0,77	1,25	0,75	0,95	3,97	2,15	2,62	8,05	0,56	0,71	2,68	2,86	2,69	2
	132 jours	9,5	9,9	13,6	6,71	8	9,23	0,70	0,81	0,68	0,74	0,81	0,88	0,68	0,84	3,65	2	2,67	6,50	0,51	0,64	2,36	2,93	3,14	1,75

Potassium : Pour les traitements I et II, la teneur en potassium baisse régulièrement à mesure que la plante vieillit. Les plantes du traitement II sont légèrement plus riches en potassium que celles du traitement I.
Les tomates du traitement III sont très nettement plus riches que les autres en potassium (taux deux fois plus fort en fin de végétation) et on n'observe pas chez elles de diminution de la teneur en fonction du temps (seulement un fléchissement au 99ème jour).

Calcium : Pour les traitements I et II, la teneur en calcium tend, à partir du 99ème jour tout au moins, à augmenter en fonction du temps. Les plantes du traitement II sont légèrement plus pauvres en calcium que celles du traitement I.
Les tomates du traitement III sont très nettement plus pauvres en calcium que les autres (en fin de végétation leurs tissus en contiennent trois fois moins) et leur teneur en cet élément baisse régulièrement en fonction de l'âge ; cette diminution est particulièrement marquée entre le 76ème et le 99ème jour.

Magnésium : La teneur en magnésium est beaucoup plus élevée chez les plantes jeunes que chez les plantes adultes. Un palier paraît atteint vers le 76ème jour pour les plantes des traitements I et II et vers le 99ème jour pour les plantes du traitement III.
Les différences entre les traitements I et II sont faibles. Par contre, les plantes du traitement III sont constamment plus pauvres en magnésium que les autres (à certains stades leur teneur est de moitié plus faible).

B - CONCLUSIONS

Des données ont été obtenues permettant de connaître l'importance des prélèvements d'éléments dans le milieu au cours du cycle de végétation de la tomate Groseille rouge. Nous verrons, au moment de la discussion des résultats, ce que ces indications nous apportent du point de vue général de la méthodologie d'une part, du point de vue particulier de l'interprétation du comportement des plantes du traitement III d'autre part.

Les différences de composition élémentaire entre les plantes des traitements I et II sont très faibles ; l'évolution de cette composition au cours du temps est identique pour les deux traitements.

Les plantes du traitement III ne diffèrent pratiquement pas des précédentes par leurs teneurs en azote et en soufre ; elles sont un peu plus pauvres en phosphore. Par contre, elles s'en distinguent nettement par les valeurs absolues et l'évolution au cours du temps de leurs teneurs en potassium, calcium et magnésium (Fig. 4) ce qui doit être mis en relation avec les troubles physiologiques qui apparaissent chez elles et dont les symptômes sont ceux d'une carence en calcium.

L'examen des rapports entre éléments, qu'ils soient calculés en milliéquivalents ou en poids, montre que :

1/ Quand un rapport varie dans le milieu nutritif, il varie aussi dans la plante et dans le même sens que dans le milieu.

2/ Certains rapports varient nettement et régulièrement en fonction du temps ; N/P diminue dans le cas des traitements I et II ; K/Ca et K/(Ca + Mg)

diminuent dans le cas des traitements I et II et augmentent dans le cas du traitement III ; Ca/Mg diminue pour les trois traitements.

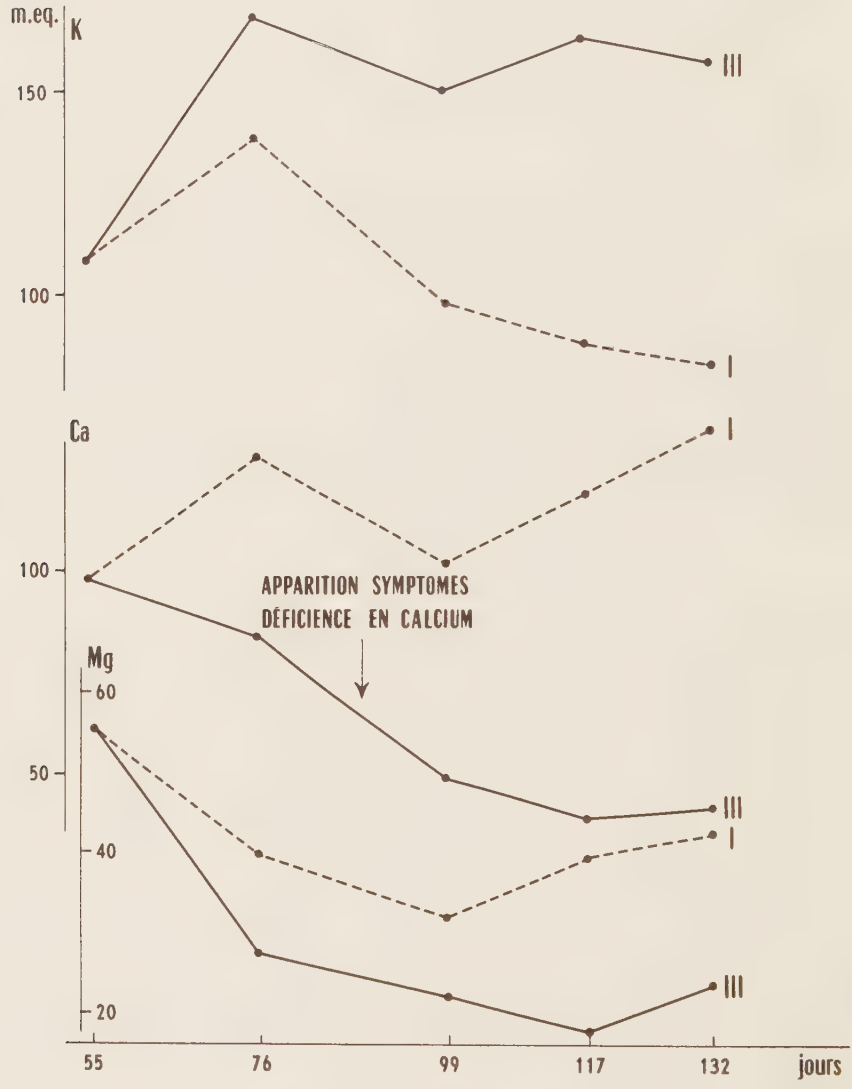

Figure 4

Solutions I et III : Evolution en fonction du temps des taux de potassium, calcium et magnésium dans la plante entière (exprimés en m.eq. pour 100 g de matière sèche).

CHAPITRE V

INFLUENCE SUR LES EFFETS OBSERVÉS DE LA DILUTION DE LA SOLUTION NUTRITIVE, DE SON MODE DE RENOUVELEMENT ET DE LA PRÉCOCITÉ DU TRAITEMENT

Des expériences complémentaires ont été faites, tendant à déterminer l'influence sur les effets observés de légères modifications dans les modalités expérimentales, qu'il s'agisse de la formule de la solution nutritive, aux proportions conservées mais de dilution différente, des renouvellements du milieu, non plus intégraux mais partiels, ou du moment de la mise en expérience, sur des plantules âgées de six à huit semaines ou dès le début de la germination.

I - INFLUENCE DE LA DILUTION DU MILIEU DE CULTURE SUR LES EFFETS DU TRAITEMENT III

A - BUT POURSUIVI

Tous les symptômes observés chez les plantes du traitement III étaient bien ceux d'une carence en calcium, les quantités de calcium apportées ayant été largement suffisantes en valeur absolue et le milieu ne s'étant jamais épuisé en cet élément. Nous reviendrons sur le point de savoir si cette carence pouvait être considérée comme dûe à la faible concentration en calcium de la solution nutritive ou si elle était induite par la valeur particulièrement élevée du rapport K/Ca dans le milieu. Mais, de toute manière, d'un point de vue logique, une autre question se posait. Le milieu III différait des milieux I et II par deux autres caractéristiques : sa faible teneur en magnésium et sa forte teneur en potassium. Or, s'il était clair, d'après ce que l'on sait des symptômes de la carence magnésienne que celle-ci ne pouvait être en cause, il n'était pas prouvé que la concentration du potassium dans le milieu n'était pas par elle-même nocive. Il importait donc pour démontrer qu'il n'en était pas ainsi, de cultiver des tomates sur une solution en tous points identique à la précédente par les rapports existant entre les ions, mais plus diluée.

Ainsi conçue, cette expérience devait aussi permettre d'apprécier, d'un point de vue plus général, l'influence de la concentration globale du milieu sur les effets du traitement III.

Cette étude eût été très criticable si on n'avait pu comparer que les résultats de la première et de la seconde expériences, faites à un an d'intervalle dans des conditions climatiques différentes et avec des tomates provenant de deux lots de graines différents.

Il a donc fallu cultiver des plantes témoins sur solution III non diluée, en même temps et dans les mêmes conditions que les tomates sur solution III diluée. Les tomates témoins étaient issues du même lot de graines que les autres.

B - SCHEMA EXPERIMENTAL

1/ Culture sur solution III de concentration identique à celle de la première expérience

Douze plantes ont été cultivées sur solution III non diluée, de la même manière que pour la première expérience, mais en même temps et dans le même local que celles de la série placée sur solution diluée.

Les plantes ont été récoltées par groupes de deux à plusieurs stades de développement.

2/ Culture sur solution III diluée

La solution nutritive est la solution III de la première expérience, mais elle est employée ici à une concentration de 15,9 m. eq./litre, c'est-à-dire diluée 2,8 fois par rapport à la solution initiale. Ce taux de dilution a été choisi de manière à obtenir une concentration en potassium identique à celle de la solution II de l'expérience précédente.

Avec cette solution plus diluée, pour avoir la certitude d'apporter chaque élément en quantité largement suffisante en valeur absolue, il fallait évidemment choisir un rythme de renouvellement du milieu plus rapide. D'après les chiffres de consommation quotidienne enregistrés au cours de la première expérience, l'intervalle de temps séparant deux renouvellements de la solution nutritive a été fixé à deux ou trois jours.

Vingt-huit plantes ont été mises en expérience le 44ème jour après le semis (3 mai).

La première récolte, faite avant la mise en place, groupe 170 jeunes plantes en un lot unique pour l'analyse. Par la suite, à chaque récolte, on a choisi quatre plantes représentatives et on les a groupées par deux en vue de l'analyse, non pas au hasard, mais suivant leur niveau de croissance et les manifestations apparentes de déficience.

C - EVOLUTION DU MILIEU NUTRITIF EN COURS DE CULTURE

1/ Solution III non diluée

Les remarques faites lors de la première expérience à propos du taux d'utilisation des éléments apportés par la solution nutritive restent ici valables.

Les variations du pH du milieu ont été sensiblement les mêmes que pour la première expérience.

2/ Solution III diluée

Le taux d'utilisation des éléments mis à la disposition des tomates entre deux renouvellements du milieu a été calculé de la même manière que pour

la première expérience, mais les renouvellements étaient plus fréquents et le calcul a été fait pour des intervalles de temps de trois jours de manière à obtenir les consommations moyennes maximales (tableau XI).

TABLEAU XI

Solution III diluée : Consommation moyenne des macro-éléments fournis entre deux renouvellement du milieu
(exprimée en grammes pour cent des quantités apportées)

Période	N	P	S	K	Ca	Mg
44ème au 63ème jour	8,2	3,9	1,6	3,1	7,9	9,4
63ème au 79ème jour	5,4	10,4	2,6	8,8	15,8	11,9
79ème au 93ème jour	14,9	2,7	1,9	3,6	5,5	8,7
93ème au 112ème jour	16,3	6,5	3,8	3,8	4,5	10
112ème au 126ème jour	4,2	0,9	1,3	0,4	5,6	4,4
126ème au 132ème jour	/	/	3,5	0,3	/	/

Le tableau XII permet de se rendre compte de l'importance des variations des rapports entre éléments dans le milieu.

On constate que les variations sont du même ordre de grandeur que dans le cas de la même solution non-diluée.

Le pH initial de la solution était compris entre 5,6 et 5,9. En début de culture, il ne change pratiquement pas dans le laps de temps qui sépare deux renouvellements du milieu.

Par la suite il tend à s'élever, et cette élévation devient de plus en plus sensible jusqu'à la fin de l'expérience, où le pH des solutions usées peut atteindre 7 dans certains cas, mais dépasse en fait rarement 6,5.

TABLEAU XII

Valeurs prises par les rapports (en poids) entre macro-éléments dans la solution nutritive dans l'intervalle séparant deux renouvellements du milieu

	N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	K/(Ca + Mg)	Ca/Mg
Equilibre initial	2,87	2,14	0,75	5,23	19,1	47,1	13,6	2,46
44ème au 63ème jour	2,77	1,99	0,72	5,02	19,9	47,5	14	2,39
63ème au 79ème jour	3,06	2,06	0,68	4,91	20,5	46,8	14,1	2,29
79ème au 93ème jour	2,53	1,84	0,73	5,09	19,1	46,8	13,6	2,46
93ème au 112ème jour	2,59	1,85	0,71	4,84	19,1	48,4	13,7	2,54
112ème au 126ème jour	2,80	2,06	0,74	4,94	19,9	46,7	14	2,35

D - CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET ASPECT DES PLANTES

1/ Plantes cultivées sur solution III non diluée

Le tableau XIII rassemble toutes les données relatives à la longueur atteinte par la tige principale, au poids de matière sèche formée par une plante et à la teneur en eau de la plante entière.

TABLEAU XIII

Solution III non diluée : Poids de récolte, longueur de la tige et teneur en eau

PL. E = Plante entière - P. A. = Parties aériennes - R = Racines
A = Deux plantes où se manifeste une reprise de la croissance radiculaire
B = Deux plantes en extrêmement mauvais état
Poids mat. sèche = Poids de matière sèche formée par une plante
Longueur = Longueur de la tige principale mesurée du collet à l'extrêmité de la pousse sommitale
Eau = Teneur en eau exprimée en pour cent de matière végétale fraîche

		Poids mat. sèche g			Longueur	Eau
		FL.E.	P.A.	R.	cm	%
46 jours		0,13	/	/	/	/
67 jours		6,6	5,6	1	47	91
87 jours		29,7	27,4	2,3	112	89
100 jours		45,1	37,8	7,3	109	86
119 jours		50,1	43,6	6,5	111	85
130 jours	A	63,7	53	10,7	112	86
	B	48,3	42,8	5,5		79

Le graphique (Fig. 5) traduit l'évolution en fonction du temps des deux premières séries de données.

Au 67ème jour, les plantes sont parfaitement saines et les premières fleurs s'ouvrent.

Au 73ème jour, les bords de l'extrémité de quelques folioles jeunes commencent à jaunir.

Entre le 81ème et le 83ème jour, 36 à 38 jours après l'application du traitement, les troubles caractéristiques des tomates cultivées sur la solution III sont apparus brusquement : dessèchement des pousses terminales, des extrémités des inflorescences et des extrémités des feuilles.

Au 87ème jour, l'une des deux plantes récoltées est encore à peu près saine et en voie de croissance, l'autre est déjà gravement atteinte, avec le sommet de la tige complètement desséché.

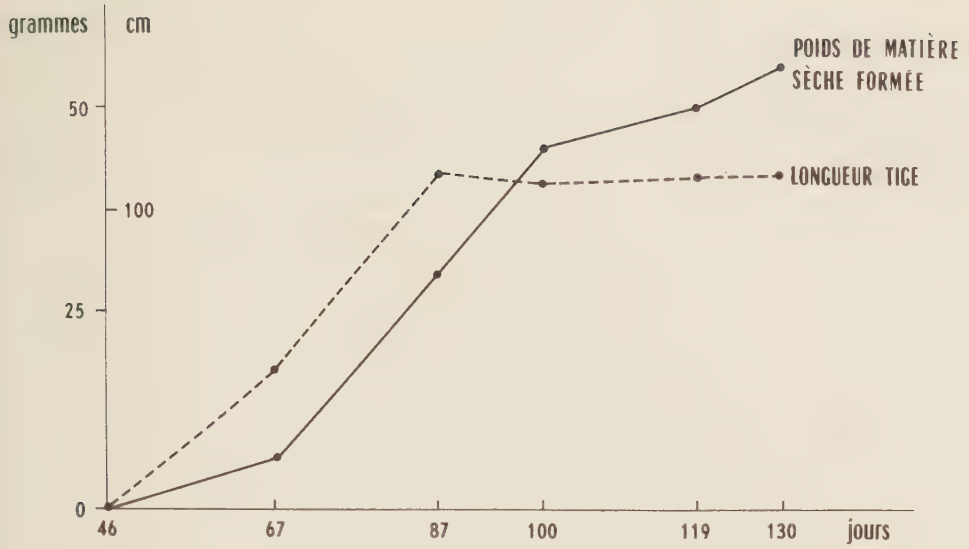

Figure 5

Solution III non diluée : Croissance en longueur de la tige et poids de récolte en fonction du temps.
(Matière sèche totale formée par une plante).

Deux jours après il ne reste plus qu'une seule plante indemne et au 95ème jour, les huit tomates restant en culture sont toutes gravement atteintes, avec des sommets nécrosés.

La fécondation s'est faite très mal. Quelques fruits seulement se sont formés, encore la plupart étaient-ils anormaux, noirs, de taille réduite. Chaque plante n'a guère porté plus de deux ou trois fruits de taille normale et parvenant à mûrir normalement.

Au 100ème jour, les racines les plus âgées commencent à pourrir et l'ensemble du feuillage à jaunir progressivement. A l'aiselle de plusieurs feuilles sont apparues des pousses anormales, formant une petite touffe de moignons.

Au 119ème jour, deux des quatre plantes restant en culture ont montré une reprise de croissance assez active des racines, à la périphérie du coussinet superficiel.

Au 130ème jour, ces deux plantes ont encore quelques feuilles partiellement vertes, alors que les deux autres sont complètement dessèchées, avec toutes leurs racines en voie de décomposition et le collet en voie de putréfaction.

2/ Plantes cultivées sur solution III diluée

Le tableau XIV rassemble les données relatives à la longueur atteinte par la tige principale, au poids de matière sèche formée par une plante et à la teneur en eau de la plante entière.

TABLEAU XIV

Solution III diluée : Poids de récolte, longueur de la tige et teneur en eau

PL.E = Plante entière - P.A. = Parties aériennes -R = Racines
Poids mat. sèche = Poids de matière sèche formée par une plante
Longueur = Longueur de la tige principale mesurée du collet à l'extrémité de la pousse sommitale
Eau = Teneur en eau exprimée en pour cent de matière végétale fraîche

	Poids mat. sèche g			Longueur	Eau
	PL.E.	P.A.	R.	cm	%
44 jours	0,15	/	/	10,4	92
63 jours	6,1	/	/	47	92,4
79 jours	22,9	/	/	96	90,3
93 jours	33,9	28,1	5,8	110	89,5
112 jours	52,9	43,3	9,6	113	88,3
126 jours	54	41,2	12,8	96	88,1
137 jours	52,5	40	12,5	94	88,5

Le graphique (Fig. 6) traduit l'évolution en fonction du temps des deux premières séries de données.

La production de fruits a été insignifiante (0,600 g par plante en moyenne de matière sèche).

Le développement des plantes a été suivi par des observations quotidiennes.

Au 44ème jour après le semis, les jeunes tomates ont de huit à dix feuilles.

Au cours des trois semaines qui ont suivi l'application du traitement, le système radiculaire, parfaitement sain, s'est développé très activement. De nombreuses pousses axillaires se sont formées. Le début de la floraison s'est échelonné du 58ème au 66ème jour suivant les individus.

Au 63ème jour, toutes les plantes sont encore saines. Elles portent de trois à cinq inflorescences visibles. Les premiers fruits qui nouent noircissent souvent dès leur formation.

C'est le 76ème jour, c'est-à-dire 32 jours après le début de l'expérience que sont apparus les premiers symptômes nets de déficience : dessèchement des pousses sommitales et des extrémités d'inflorescence. Ces troubles se généralisent très rapidement.

Au 79ème jour, les tomates portent de cinq à six inflorescences. Certaines sont encore saines. Chez les autres l'extrémité de la tige principale et des inflorescences est déjà desséchée et nécrosée. Toutes les plantes ne portent que très peu de fruits, et ces fruits sont le plus souvent anormalement petits et noircis.

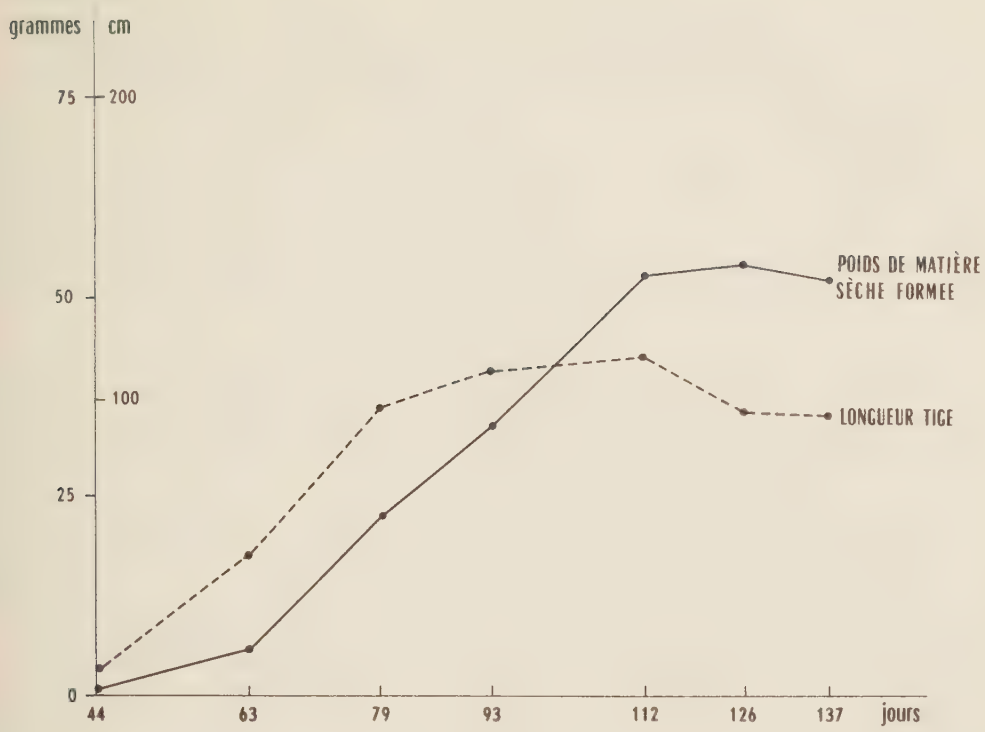

Figure 6

Solution III diluée : Croissance en longueur de la tige et poids de récolte en fonction du temps. (Matière sèche totale formée par une plante).

Six semaines après le début de l'expérience, il ne reste plus que trois plantes sur seize chez lesquelles la croissance de la tige principale se poursuive. L'extrémité de toutes les inflorescences se dessèche.

Au 93ème jour, les tomates portent de trois à huit inflorescences, suivant le moment où la croissance de la tige s'est arrêtée. Certaines extrémités de feuilles commencent à se dessécher. Les racines sont encore en général saines.

Les rares fruits normaux qu'on pouvait observer ont commencé à mûrir vers le 98ème jour.

Au 112ème jour, aucune plante ne porte plus de huit inflorescences. Les racines, à une exception près, sont encore en assez bon état ; il s'en forme toujours de nouvelles, juste sous le collet, et ces jeunes racines assez courtes forment un coussinet épais et enchevêtré, localisé à la surface de la solution.

Quelques jours après, des pousses axillaires à peu près normales se sont développées sur certains pieds. Sur d'autres, se sont formées des pousses axillaires anormales (moignons déformés, agglomérés en "chou-fleur"). Mais toutes ces jeunes pousses, quelles qu'elles soient, ne tardent pas à mourir, après une nécrose plus ou moins localisée de leur tige.

Au 126ème jour, les collets sont encore sains, mais les racines, à l'exception de celles du coussinet superficiel, sont mortes.

Au 137ème jour, les tomates sont en très mauvais état ; l'ensemble du feuillage a jauni ; même les racines du coussinet commencent à se nécroser. On ne trouve pratiquement plus de fruits normaux.

3/ Conclusions

Que la solution III soit ou non diluée, elle a sensiblement les mêmes effets sur la croissance et le développement de la tomate et nous retrouvons ici les troubles physiologiques observés sur le même milieu nutritif lors de la première expérience.

Le traitement III entraîne toujours au bout d'un certain temps l'arrêt ou la diminution de la croissance en taille et en poids et l'apparition de nécroses caractéristiques.

L'apparition des symptômes visibles de carence a été légèrement plus précoce sur solution III diluée (32 au lieu de 36 jours) et le décrochement de la courbe de croissance pondérale un peu retardé. Le décrochement de la courbe de croissance en longueur s'est produit quarante jours environ après le début de l'expérience, que la solution fût ou non diluée, comme lors de l'expérience precedente (malgré un décalage d'une dizaine de jours dans l'âge des plantules au départ).

Le point d'inflexion des trois courbes de croissance en longueur correspond à une taille de un mètre environ.

Les tailles et poids de récolte maxima atteints sont identiques pour les deux séries de plantes. Ils étaient plus élevés lors de l'expérience précédente.

On remarque enfin qu'il n'est pas possible de mettre l'apparition des troubles en relation avec un stade de développement bien défini.

E - COMPOSITION MINERALE DES PLANTES

1/ Plantes cultivées sur solution III non diluée

a) Composition minérale de la plante entière

Les tableaux XV à XVII rassemblent les données relatives à la plante entière. Les chiffres correspondent à une seule analyse faite sur l'ensemble des deux plantes récoltées

Les courbes qui traduisent l'évolution de ces données en fonction du temps sont très comparables dans l'ensemble à celles obtenues pour les plantes du traitement III de la première expérience (Fig. 7 et 8), mais, en valeur absolue, les taux observés sont presque constamment plus faibles (les différences peuvent atteindre 30 %).

TABLEAU XV

Solution III non diluée. Teneurs en macro-éléments dans la plante entière (Pour 100 g de matière sèche)

A = Deux plantes montrant une reprise de la croissance radiculaire
B = Deux plantes en très mauvais état

	Age		N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	46 jours		5,71	0,84	0,48	5,42	2,08	0,73
	67 jours		6,14	0,68	0,66	7,06	1,06	0,49
	87 jours		4,61	0,62	0,37	5,66	0,63	0,28
	100 jours		4,17	0,60	0,38	5,43	0,58	0,20
	119 jours		3,79	0,56	0,36	4,95	0,56	0,20
	130 jours	A	3,89	0,58	0,35	4,95	0,56	0,19
		B	3,92	0,56	0,33	5,06	0,56	0,23
milli-équivalents	46 jours		409	26	30	139	104	60
	67 jours		440	22	41	18	53	40
	87 jours		330	20	23	144	32	23
	100 jours		298	19	24	139	29	17
	119 jours		272	17	22	126	28	16
	130 jours	A	279	18	21	126	27	16
		B	281	18	20	129	28	18

TABLEAU XVI

Solution III non diluée. Consommation de macro-éléments par une plante

A = Deux plantes montrant une reprise de la croissance radiculaire
B = Deux plantes en très mauvais état

	Age		N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	46 jours		0,008	0,001	0,006	0,007	0,003	0,001
	67 jours		0,41	0,05	0,04	0,47	0,07	0,03
	87 jours		1,37	0,18	0,11	1,68	0,19	0,08
	100 jours		1,88	0,27	0,17	2,45	0,26	0,09
	119 jours		1,90	0,28	0,18	2,48	0,28	0,10
	130 jours	A	2,48	0,37	0,22	3,15	0,34	0,12
		B	1,89	0,27	0,16	2,44	0,27	0,11
milli-équivalents	46 jours		0,54	0,04	0,04	0,18	0,14	0,08
	67 jours		29	1,4	2,7	12	3,5	2,6
	87 jours		98	5,8	6,8	43	9,2	6,8
	100 jours		134	8,5	11	63	13	7,9
	119 jours		136	8,6	11	63	14	8,1
	130 jours	A	117	12	14	80	17	10
		B	135	9	10	63	13	9

TABLEAU XVII

Solution III non diluée. Rapports entre macro-éléments dans la plante entière

A = Deux plantes montrant une reprise de la croissance radiculaire
B = Deux plantes en très mauvais état

	Age		N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	K/(Ca + Mg)	Ca/Mg
Rapports élémentaires	46 jours		6,80	11,9	1,75	1,15	2,60	7,42	1,93	2,85
	67 jours		9,03	9,30	1,03	1,39	6,66	14,4	4,56	2,17
	87 jours		7,44	12,5	1,68	2,22	8,99	20,2	6,22	2,25
	100 jours		6,95	11	1,58	3	9,37	27,2	6,97	2,90
	119 jours		6,77	10,5	1,56	2,80	8,84	24,8	6,52	2,80
	130 jours	A	6,71	11,1	1,66	3,06	9,27	26,1	6,60	2,94
		B	7	11,9	1,70	2,44	9,04	22	6,41	2,43
Rapports ioniques	46 jours		15,7	13,6	0,87	0,43	1,33	2,32	0,85	1,73
	67 jours		20	10,7	0,54	0,55	3,39	4,50	1,94	1,32
	87 jours		16,5	14,4	0,87	0,87	4,50	6,31	2,68	1,35
	100 jours		15,7	12,4	0,79	1,12	4,79	8,18	3,02	1,70
	119 jours		16	12,4	0,77	1,06	4,50	7,87	2,96	1,75
	130 jours	A	15,5	13,3	0,86	1,12	4,67	7,87	2,94	1,69
		B	15,6	14,1	0,90	1	4,61	7,16	2,81	1,56

TABLEAU XVIII

Solution III non diluée. Teneurs en macro-éléments dans les parties aériennes et dans les racines. Consommation

A = Deux plantes montrant une reprise de la croissance radiculaire
B = Deux plantes en très mauvais état

	Age		Teneurs (pour 100 g de mat. sèche)											
			N		P		S		K		Ca		Mg	
			P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.
grammes	100 jours		3,88	5,55	0,48	1,25	0,37	0,48	5,34	5,93	0,60	0,51	0,20	0,24
	119 jours		3,58	5,30	0,50	0,88	0,34	0,43	4,97	4,69	0,54	0,70	0,19	0,21
	130 jours	A	3,66	5,02	0,53	0,81	0,32	0,44	5,06	4,30	0,50	0,71	0,19	0,21
		B	3,86	4,40	0,56	0,54	0,35	0,27	5,50	1,40	0,50	0,98	0,23	0,19
			Consommation (pour une plante entière)											
			N		P		S		K		Ca		Mg	
			P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.
grammes	100 jours		1,47	0,41	0,18	0,09	0,14	0,04	2,02	0,43	0,23	0,04	0,08	0,02
	119 jours		1,56	0,34	0,22	0,06	0,15	0,03	2,17	0,31	0,23	0,05	0,08	0,01
	130 jours	A	1,94	0,54	0,28	0,09	0,17	0,05	2,69	0,46	0,27	0,08	0,10	0,02
		B	1,65	0,24	0,24	0,03	0,15	0,02	2,36	0,08	0,21	0,05	0,10	0,01

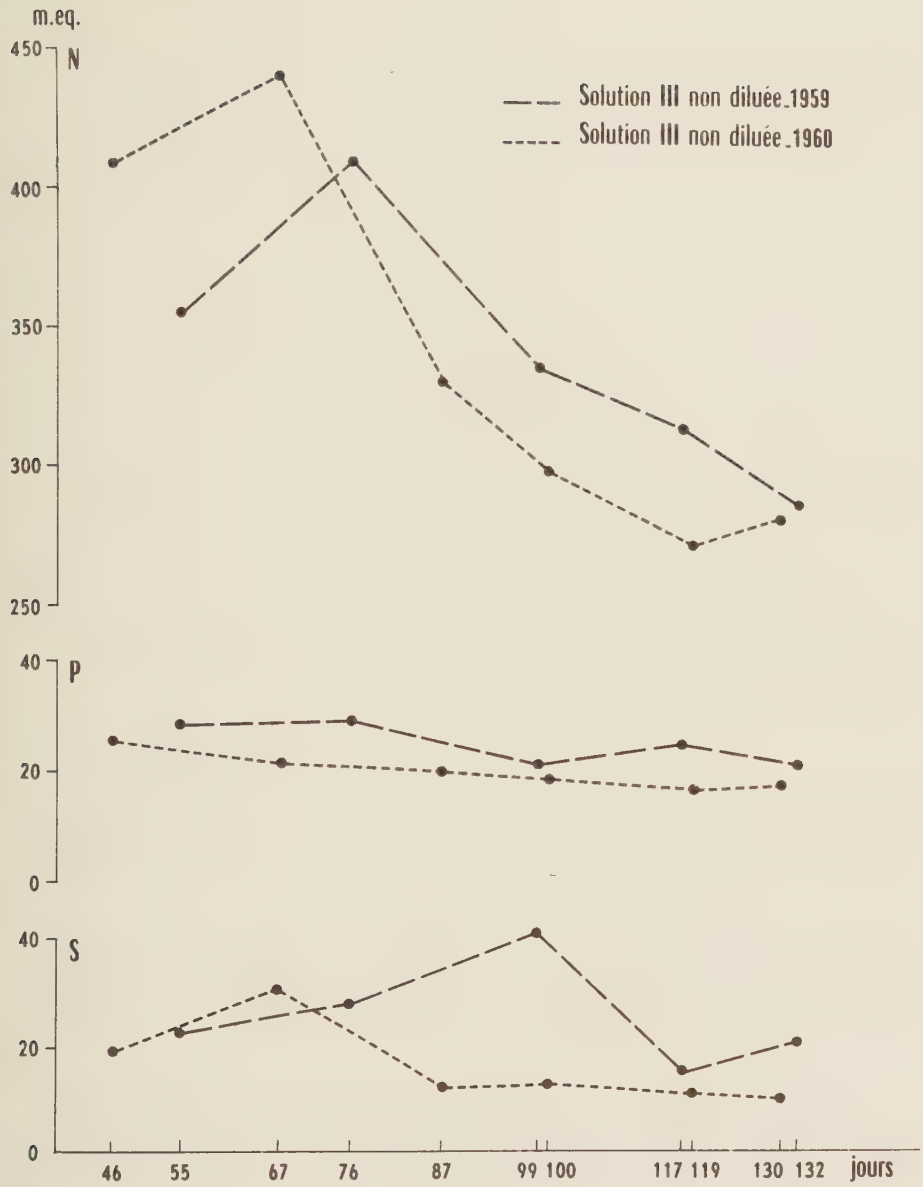

Figure 7

Solution III non diluée (1959 et 1960) : Evolution en fonction du temps, au cours de deux expériences successives, des taux d'azote, de phosphore et de soufre dans la plante entière
(exprimés en m.eq. pour 100 g de matière sèche).

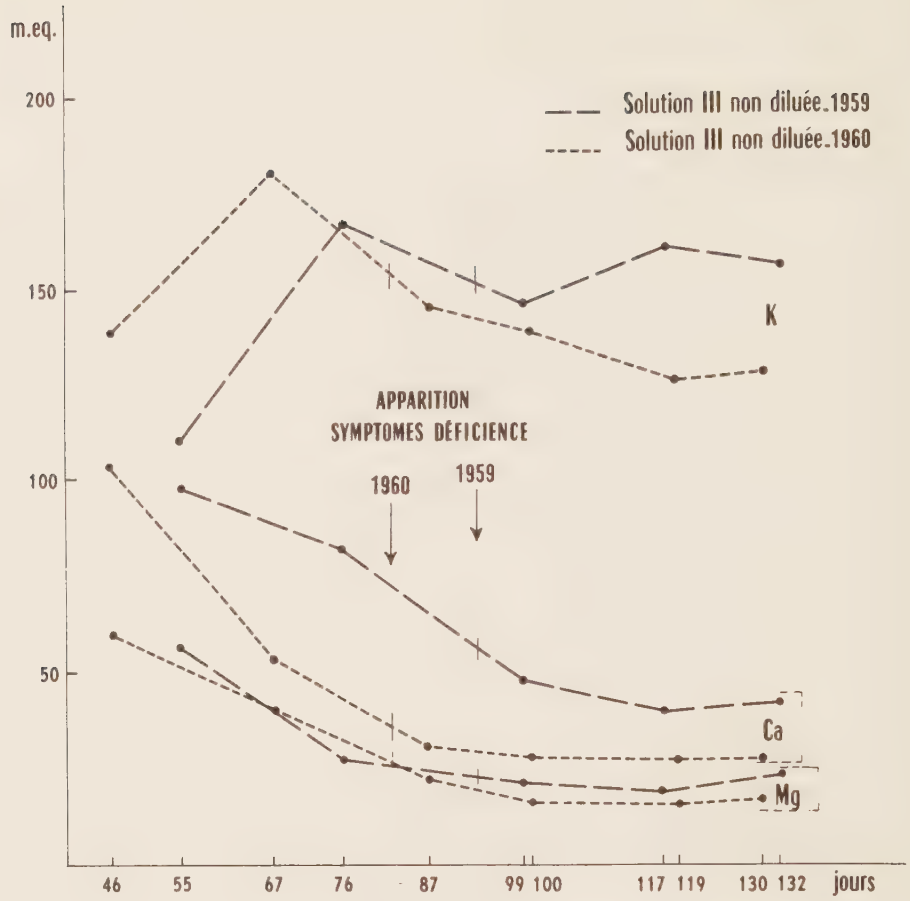

Figure 8

Solution III non diluée (1959 et 1960) : Evolution en fonction du temps, au cours de deux expériences successives, des taux de potassium, calcium et magnésium dans la plante entière (exprimés en m.eq. pour 100 g de matière sèche).

b) Composition minérale des parties aériennes et des racines

Les parties aériennes et les racines n'ont été analysées séparément qu'à partir du 100ème jour (tableau XVIII).

Les racines sont plus riches en azote, en phosphore et en soufre que les parties aériennes.

La teneur en potassium baisse rapidement dans les racines d'une récolte à l'autre ; ce n'est qu'au 100ème jour qu'elle est plus élevée dans les racines que dans les parties aériennes. La teneur en calcium des racines augmente au contraire jusqu'à la fin de l'expérience ; dès le 119ème jour, les racines sont plus riches en calcium que les parties aériennes. La teneur en magnésium tend à être légèrement plus élevée dans les racines.

Les racines contiennent ici une part plus faible du total des éléments prélevés que dans le cas de la solution III diluée.

c) Composition minérale et intensité des symptômes de carence

Les quatre plantes récoltées au 130ème jour ont été décrites précédemment. La comparaison de ces deux lots de plantes ne nous apporte qu'un fait qui semble valoir la peine d'être noté : les cellules mortes des racines plus ou moins complètement nécrosées perdent plus ou moins rapidement par diffusion la plupart des éléments qu'elles contiennent, à l'exception du calcium .

2/ Plantes cultivées sur solution III diluée

a) Composition minérale de la plante entière

Les tableaux XIX à XXI rassemblent les données relatives à la plante entière. Les chiffres correspondent à une moyenne calculée pour l'ensemble des quatre plantes prélevées à chaque récolte.

La teneur en azote diminue en fonction du temps, plus tôt et plus brutalement que sur le même milieu non dilué. Le taux atteint en fin de végétation est identique dans les deux cas. Les plantes jeunes tendent à être plus riches en phosphore et plus pauvres en soufre sur milieu dilué ; ces différences s'effacent complètement au bout de cinq à six semaines (Fig. 9).

Que la solution III soit diluée ou non, les teneurs en potassium, calcium et magnésium évoluent de la même manière en fonction du temps et sont, en valeur absolue, tout à fait comparables (Fig. 10).

b) Composition minérale des parties aériennes et des racines

Les parties aériennes et les racines n'ont été analysées séparément qu'à partir du 93ème jour (tableau XXII).

Les racines sont constamment plus riches en azote et en phosphore que les parties aériennes ; elles sont également plus riches en soufre, sauf pour la dernière récolte, en effet la teneur en soufre des racines reste pratiquement constante alors que celle des parties aériennes augmente.

La teneur en potassium est légèrement plus forte dans les racines que dans les parties aériennes. On observe par contre l'inverse pour le calcium et on remarque que le calcium est le seul élément dont la teneur dans les racines ne diminue pas du 93ème au 137ème jour. La teneur en magnésium des parties aériennes et des racines est sensiblement la même (sauf au 137ème jour).

On trouve dans les racines environ le tiers de l'azote, du phosphore, du soufre et du potassium, et seulement le quart ou le cinquième du calcium et du magnésium prélevés par la plante dans le milieu.

3/ Composition minérale et intensité des symptômes de carence

A chaque récolte deux lots de plantes ont fait l'objet d'analyses distinctes. Nous avons envisagé jusqu'ici les moyennes de ces deux groupes d'analyses, mais il peut être intéressant d'en examiner séparément les résultats en fonction de l'intensité des symptômes de carence apparus.

TABLEAU XIX

Solution III diluée . Teneurs en macro-éléments dans la plante entière (pour 100 g de matière sèche)

	Age	N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	44 jours	5,97	0,93	0,38	5,28	2,37	0,81
	63 jours	5,69	0,94	0,41	6,80	1,03	0,42
	79 jours	3,87	0,81	0,32	6,21	0,65	0,27
	93 jours	3,99	0,65	0,30	5,29	0,60	0,23
	112 jours	3,87	0,61	0,34	4,75	0,56	0,21
	126 jours	4,02	0,61	0,37	4,72	0,61	0,22
	137 jours	4,10	0,61	0,46	4,90	0,63	0,23
milli-équivalents	44 jours	427	29	24	135	118	66
	63 jours	407	30	25	174	51	34
	79 jours	277	26	20	159	32	22
	93 jours	284	20	19	135	30	19
	112 jours	277	19	21	121	28	18
	126 jours	289	19	23	120	31	19
	137 jours	294	19	28	125	31	19

TABLEAU XX

Solution III diluée . Consommation de macro-éléments par une plante

	Age	N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	44 jours	0,009	0,001	0,0005	0,008	0,003	0,001
	63 jours	0,35	0,06	0,03	0,42	0,06	0,03
	79 jours	0,89	0,19	0,07	1,42	0,15	0,06
	93 jours	1,35	0,22	0,10	1,79	0,18	0,08
	112 jours	2,04	0,32	0,18	2,50	0,30	0,11
	126 jours	2,17	0,33	0,20	2,54	0,33	0,12
	137 jours	2,15	0,32	0,24	2,57	0,33	0,12
milli-équivalents	44 jours	0,62	0,04	0,04	0,20	0,17	0,10
	63 jours	24	1,8	1,5	11	3,1	2,1
	79 jours	64	5,9	4,6	36	7,3	5
	93 jours	96	6,9	6,3	46	10	6,4
	112 jours	146	10	11	64	15	9,5
	126 jours	156	10	12	65	17	10
	137 jours	154	10	15	66	16	10

TABLEAU XXI

Solution III diluée. Rapports entre macro-éléments dans la plante entière

	Age	N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	K/(Ca + Mg)	Ca/Mg
Rapports élémentaires	44 jours	6,43	15,7	2,45	1,15	2,24	6,52	1,66	2,92
	63 jours	6,05	13,9	2,29	2,24	6,60	16,2	4,69	2,46
	79 jours	4,78	12,1	2,53	3	9,60	23	6,76	2,41
	93 jours	6,14	13,3	2,17	2,83	8,83	23	6,96	2,41
	112 jours	6,34	11,4	1,79	2,91	8,40	22,5	6,06	2,71
	126 jours	6,59	10,9	1,65	2,78	7,75	21,5	5,68	2,78
	137 jours	6,72	8,92	1,33	2,66	7,80	21,3	5,70	2,74
Rapports ioniques	44 jours	14,7	17,8	1,21	0,44	1,13	2,05	0,73	1,79
	63 jours	13,6	16,3	1,20	0,88	3,40	5,12	2,05	1,50
	79 jours	10,6	13,9	1,30	1,18	4,95	7,24	2,95	1,45
	93 jours	14,2	15	1,05	1,05	4,50	7,10	2,76	1,58
	112 jours	14,6	13,2	0,90	1,06	4,32	6,72	2,64	1,56
	126 jours	15,2	12,6	0,83	1	3,86	6,32	2,42	1,63
	137 jours	15,5	10,5	0,68	1	4,03	6,58	2,50	1,63

TABLEAU XXII

Solution III diluée. Teneurs en macro-éléments dans les parties aériennes et dans les racines. Consommation

	Age	Teneurs (pour 100 g de mat. sèche)											
		N		P		S		K		Ca		Mg	
		P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.
grammes	93 jours	3,70	5,31	0,59	0,91	0,27	0,42	5,09	6,30	0,64	0,44	0,23	0,23
	112 jours	3,61	5	0,57	0,77	0,32	0,42	4,67	5	0,57	0,53	0,22	0,22
	126 jours	3,64	5,27	0,60	0,65	0,36	0,40	4,58	5,08	0,62	0,58	0,24	0,21
	137 jours	3,81	5,03	0,60	0,65	0,46	0,43	4,82	5,15	0,64	0,54	0,26	0,18
		Consommation (pour une plante entière)											
		N		P		S		K		Ca		Mg	
		P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.	P.A.	R.
grammes	93 jours	1,04	0,31	0,17	0,05	0,08	0,02	1,43	0,37	0,18	0,03	0,07	0,01
	112 jours	1,56	0,48	0,25	0,07	0,14	0,04	2,02	0,48	0,25	0,05	0,09	0,02
	126 jours	1,50	0,67	0,25	0,08	0,15	0,05	1,89	0,65	0,25	0,07	0,10	0,03
	137 jours	1,52	0,63	0,24	0,08	0,18	0,05	1,93	0,64	0,26	0,07	0,10	0,02

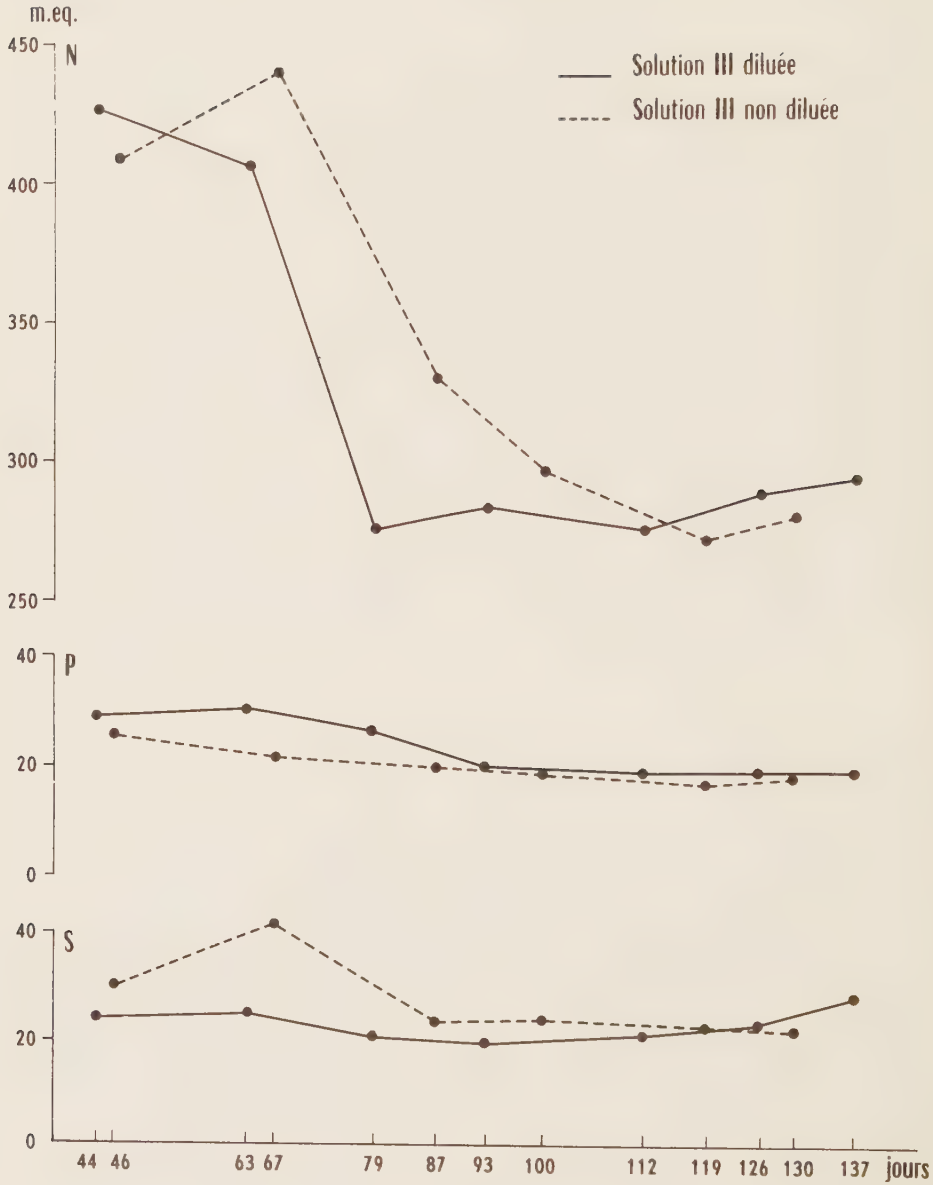

Figure 9

Solution III diluée et non diluée : Evolution en fonction du temps des taux d'azote, de phosphore et de soufre dans la plante entière (exprimés en m.eq. pour 100 g de matière sèche).

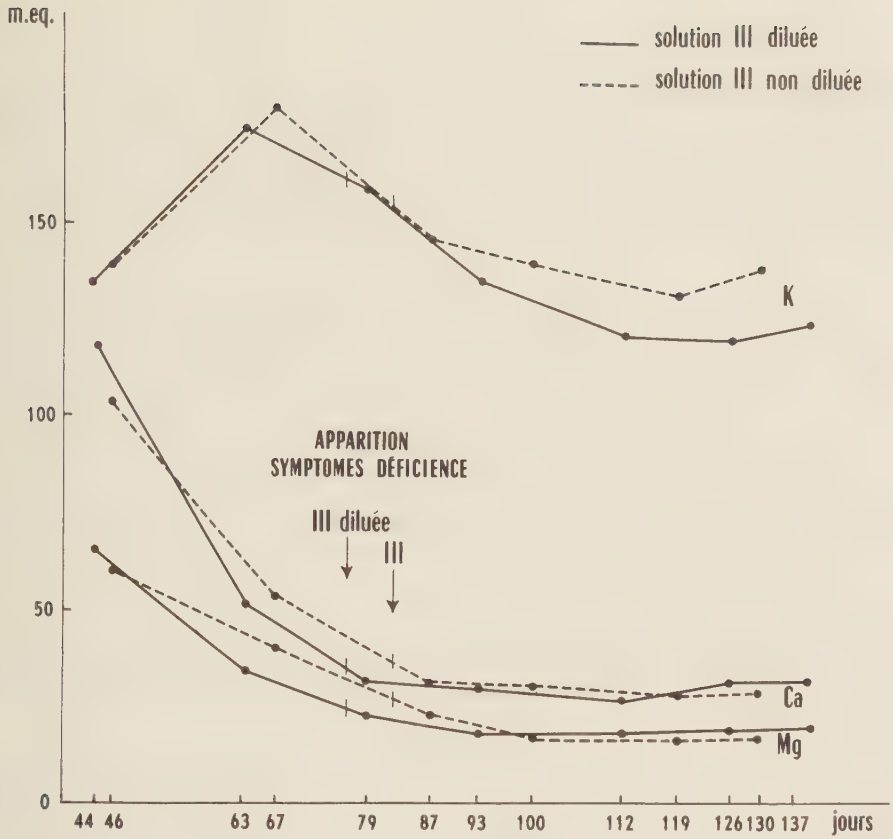

Figure 10

Solution III diluée et non diluée : Evolution en fonction du temps des taux de potassium, calcium et magnésium dans la plante entière (exprimés en m.eq. pour 100 g de matière sèche).

Au 79ème jour, nous disposons d'une part de l'analyse de deux plantes encore parfaitement saines, d'autre part de celle de deux plantes montrant déjà des nécroses des parties jeunes en voie de croissance. Les plantes saines sont nettement plus riches en azote et en potassium (dans la plante entière et en grammes pour 100 g de matière sèche : 4,60 d'azote contre 2,96 et 4,43 de K contre 3,71). On n'observe aucune autre différence importante. Les deux groupes de plantes ont la même teneur en calcium.

Au 93ème jour, il s'agit d'une part de deux tomates tardivement et légèrement atteintes, d'autre part de deux tomates précocement et gravement atteintes, par les troubles déjà décrits. Les parties aériennes des plantes en meilleur état sont légèrement plus riches en azote, phosphore, soufre et potassium. La seule différence nette entre les deux lots est la teneur en potassium plus forte des racines des tomates les moins atteintes. Les teneurs en calcium et en magnésium sont identiques dans les deux cas.

Par la suite, toutes les plantes sont trop sérieusement touchées pour qu'on puisse faire des distinctions entre elles.

F - CONCLUSIONS

Les observations relatives à la composition minérale des racines et à celle de plantes encore saines ou déjà carencées, mais de même âge, ont un caractère fragmentaire qui rend leur interprétation délicate.

L'intérêt que peuvent avoir les analyses de racines du point de vue méthodologique sera envisagé au moment de la discussion générale. Retenons seulement que la teneur en calcium des racines ne diminue pas en fin d'expérience, même chez des plantes en très mauvais état.

Nous avons constaté que ce sont les tomates encore saines ou celles qui sont le moins gravement carencées qui paraissent avoir les taux de potassium les plus élévés (le petit nombre de plantes analysé dans chaque groupe appelle ici cette réserve). On peut penser qu'il s'agit là d'une conséquence de la croissance qui, très ralentie ou arrêtée chez les plantes sérieusement atteintes, se poursuit chez les plantes en meilleur état, où on trouve donc une proportion plus forte de jeunes tissus sains.

Les plantes les plus atteintes ne semblent pas avoir, dans leurs racines ou dans les parties aériennes prises comme un tout, un taux de calcium plus faible que celui des plantes de même âge en meilleur état.

Quant aux faits observés sur l'ensemble des plantes entières ils peuvent se résumer ainsi :

1/ Les manifestations de carence en calcium apparaissent, presqu'au même moment et avec des symptômes identiques, que la solution III soit ou non diluée au tiers.

2/ L'évolution en fonction du temps des teneurs en azote, phosphore et soufre est sensiblement la même que le milieu soit dilué ou non. Ces teneurs n'atteignent cependant pas le même taux en valeur absolue, tout au moins pendant les six premières semaines de l'expérience. Les différences sont du même ordre de grandeur (elles peuvent atteindre 30 %) que celles observées entre les plantes de deux expériences successives (1959 et 1960) sur solution III non diluée (Fig. 7 et 8).

3/ Les teneurs en potassium, calcium et magnésium des tomates cultivées sur solution III diluée et non diluée, au cours d'une même expérience sont tout à fait comparables en valeur absolue et évoluent de la même manière en fonction du temps ; la superposition presque parfaite des deux séries de courbes est remarquable (Fig. 9). Il n'en va pas de même si on compare les teneurs en potassium, calcium et magnésium des tomates cultivées sur la même solution III non diluée, mais au cours de deux expériences successives. Si l'allure générale des courbes est la même, les teneurs sont différentes en valeur absolue (différences de l'ordre de 25 % pour certains points des courbes) (Fig. 10).

4/ L'examen de la valeur des rapports entre éléments dans la plante entière appelle les mêmes remarques que pour l'expérience précédente. On note toutefois que les variations de certains de ces rapports en fonction du temps sont à la fois moins importantes et moins régulières.

De ces résultats nous pouvons conclure que :

1/ Les différences de composition minérale peuvent être plus importantes entre deux expériences successives faites sur un milieu nutritif rigoureusement identique, mais dans des conditions climatiques un peu différentes et à partir de deux lots de graines différents, qu'entre deux expériences faites en même temps, avec des plantes issues du même lot de graines, sur un milieu de composition identique, mais employé à deux concentrations différentes.

2/ Si on envisage la plante entière et si on compare ces résultats à ceux de l'expérience précédente, on constate que non seulement les teneurs en potassium, calcium et magnésium, mais encore les rapports entre ces éléments dans les plantes ne sont pas toujours les mêmes au moment où apparaissent les signes visibles de carence en calcium.

3/ En ramenant la concentration en potassium de la solution III à la valeur qu'elle avait dans la solution II, qui peut être considérée comme un témoin valable, voisin de l'optimum nutritif, on ne supprime ni ne modifie les manifestations de carence en calcium. Ceci permet d'exclure l'hypothèse d'une toxicité de la concentration du potassium par elle-même.

4/ La concentration en calcium de la solution III est cinq fois plus faible que celle de la solution II. En diluant le milieu III, nous avons abaissé cette concentration à une valeur quatorze fois plus faible que celle du milieu II pris comme témoin. Le peu d'effet de ce nouvel abaissement (14 fois) par rapport au précédent (5 fois), qu'il s'agisse des symptômes de carence en calcium ou des taux de potassium, calcium et magnésium dans la plante entière, conduit à penser que l'origine des troubles observés pourrait être recherchée dans la valeur élevée du rapport potassium/calcium du milieu, et non dans la valeur de la concentration du calcium par elle-même.

II - INFLUENCE DE L'ABSENCE DE RENOUVELLEMENT INTEGRAL DE LA SOLUTION NUTRITIVE SUR LA COMPOSITION DU MILIEU II ET LE COMPORTEMENT DE LA TOMATE

A - BUT POURSUIVI

Nous nous sommes proposé de comparer deux séries de tomates issues du même lot de graines, cultivées en même temps, dans les mêmes conditions et sur la même solution nutritive, mais l'une en milieu fréquemment renouvelé et l'autre où le renouvellement complet et fréquent du milieu est remplacé par ce qu'on peut appeler un renouvellement partiel (apports de solution neuve sans élimination de la solution usée).

Il s'agissait de préciser :

1/ L'importance, par rapport aux valeurs initiales, des variations de composition et de concentration d'une solution nutritive qui ne serait pas intégralement et fréquemment renouvelée.

2/ L'influence de ces variations sur le comportement des plantes.

B - SCHEMA EXPERIMENTAL

Pour ne pas introduire un facteur risquant de fausser la comparaison, il était indispensable que dans les deux cas :

1/ Aucun élément ne risque de s'épuiser dans le milieu.

2/ La concentration initiale de la solution nutritive soit la même.

Dans ces conditions, avec la tomate "Groseille rouge" et des récipients de culture d'une capacité d'une dizaine de litres, l'expérience n'était possible que pour la solution II (Pour les solutions I et III le potassium et le calcium n'auraient pu être apportés en quantités absolues suffisantes sans renouvellement complet et fréquent du milieu).

L'expérience ne donnera donc de renseignements que dans le cas particulier d'un milieu qui peut être considéré comme bien équilibré.

Cette culture sur solution II partiellement renouvelée a été menée en même temps que les cultures de la première expérience. (Traitements I, II et III - 1959), et dans le même local. Les tomates provenaient du même lot de jeunes plantes.

Les apports complémentaires d'eau et de solution nutritive ont été calculés en fonction de la croissance et de la consommation apparente et effectués tous les trois ou quatre jours.

Les récoltes ont été faites comme pour la première expérience.

C - EVOLUTION DU MILIEU NUTRITIF EN COURS DE CULTURE

Connaissant les quantités d'éléments fournies et les quantités prélevées par la plante, on peut calculer les quantités présentes dans le milieu, les rapports entre éléments (tableau XXIII) et la concentration.

TABLEAU XXIII

Evolution en fonction du temps de la composition d'un milieu nutritif partiellement renouvelé
(Solution II)

	Quantités d'éléments présentes dans le milieu (g pour une plante)						Rapports							
	N	P	S	K	Ca	Mg	N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	K/(Ca + Mg)	Ca/Mg
55ème jour	1,85	0,65	0,87	2,16	1,54	0,51	2,87	2,14	0,74	1,26	1,40	4,20	1,05	3
76ème jour	1,77	0,71	1,01	2,19	1,67	0,58	2,50	1,75	0,71	1,22	1,31	3,28	0,97	2,89
99ème jour	2,59	1,21	1,81	3,25	2,95	1,04	2,14	1,43	0,67	1,16	1,10	3,14	0,82	2,89
117ème jour	2,64	1,11	1,99	3,30	2,55	1,16	2,38	1,33	0,56	0,96	1,29	2,84	0,89	2,30
132ème jour	2,82	1,26	2,20	3,53	3	1,23	2,24	1,28	0,57	1,02	1,18	2,87	0,82	2,44

La concentration globale s'est beaucoup élevée en cours d'expérience. Initialement de 44,53 m. eq. par litre, elle a atteint 50 m. eq. vers le 76ème jour, 80 m. eq. à partir du 99ème jour et jusqu'à 90 m. eq. en fin de culture. Dans les intervalles entre les apports d'eau ramenant le liquide à son

niveau normal dans les vases, cette concentration a même atteint des valeurs plus élevées, pouvant aller jusqu'à 120 m. eq. litre.

Le pH initial de la solution est de 5,9. En cours de culture on a noté des pH de 5,7 à 6,6, suivant la date du contrôle et suivant les vases. Ce n'est qu'en fin d'expérience qu'il s'est élevé uniformément dans tous les cas, jusqu'à atteindre une valeur de 7.

D - CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET COMPOSITION MINERALE DES PLANTES

Le tableau XXIV rassemble les données relatives à la croissance en longueur de la tige principale, au poids de matière sèche formée par une plante et à la teneur en eau.

TABLEAU XXIV

Poids de récolte, longueur de la tige et teneur en eau

Poids mat. sèche = Poids de matière sèche formée par une plante
Longueur = Longueur de la tige principale mesurée du collet à l'extrémité de la pousse sommitale
Eau = Teneur en eau exprimé pour cent de matière végétale fraîche
P. V. = Parties végétatives – F = Fruits

	Poids Mat. sèche g	Longueur cm	Eau %	
			P. entière	
76 jours	8,3	62	92,5	
99 jours	41,9	171	90	
			P. V.	F.
117 jours	75,1	240	87	90
132 jours	89,5	300	86	90

La production de fruits a été la suivante (Poids de matière sèche en grammes par plante) :

117ème Jour - 3,1 g

132ème Jour - 6,5 g

Dans leur aspect et leur développement, les tomates cultivées en milieu non renouvelé ne se distinguent en rien des autres. Tout au plus peut-on noter une tendance à un desséchement plus rapide en fin de végétation.

Les tableaux XXV et XXVI rassemblent les données relatives à la composition minérale des plantes.

TABLEAU XXV

Solution II partiellement renouvelée . Teneurs en macro-éléments dans la plante entière
(Pour 100 g de matière sèche)

	Age	N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	76 jours	5,65	0,91	0,66	5,31	2,31	0,51
	99 jours	4,32	0,84	0,66	4,57	1,76	0,44
	117 jours	3,86	1,14	0,83	4,11	2,81	0,50
	132 jours	3,46	0,97	0,75	4,07	2,34	0,51
milli-équivalents	76 jours	405	29	41	136	115	42
	99 jours	309	26	41	117	88	36
	117 jours	277	36	52	105	140	41
	132 jours	248	31	47	104	117	42

TABLEAU XXVI

Solution II partiellement revouvelée . Rapports entre macro-éléments dans la plante entière

	Age	N/P	N/S	P/S	P/Mg	K/Ca	K/Mg	K/(Ca+Mg)	Ca/Mg
Rapports élémentaires	76 jours	6,21	8,56	1,38	1,78	2,30	10,4	1,88	4,53
	99 jours	5,14	6,55	1,27	1,91	2,60	10,4	2,08	4
	117 jours	3,39	4,65	1,37	2,28	1,46	8,22	1,24	5,62
	132 jours	3,67	4,62	1,29	1,90	1,74	7,98	1,43	4,59
Rapports ioniques	76 jours	14	9,88	0,71	0,69	1,18	3,24	0,87	2,74
	99 jours	11,9	7,54	0,64	0,72	1,33	3,26	0,94	2,44
	117 jours	7,70	5,32	0,69	0,88	0,75	2,56	0,58	3,42
	132 jours	8	5,28	0,66	0,74	0,89	2,48	0,65	2,79

E - CONCLUSIONS

On constate, comme il fallait s'y attendre, qu'en cours d'expérience la composition du milieu non renouvelé change.

1/ Les rapports entre éléments varient. Ces variations, progressives et continues, et non plus en "dents de scie", comme dans le cas du milieu renouvelé, sont en général de l'ordre de vingt pour cent mais peuvent atteindre trente pour cent pour certains rapports, comme N/S et K/Mg (du fait d'une augmentation relativement plus importante par rapport aux autres éléments des concentrations en soufre et en magnésium).

2/ Conséquence d'une part des variations inégales des concentrations individuelles, d'autre part d'apports de solution neuve un peu trop largement calculés, la concentration globale du milieu change, et dans des proportions beaucoup plus importantes : elle atteint en fin de culture une concentration deux fois plus élevée que la concentration initiale.

Dans ces conditions on observe que :

1/ La croissance et le développement des tomates sont très semblables à ce qu'ils sont sur le même milieu fréquemment renouvelé.

2/ La composition minérale des plantes entières est peu différente dans les deux cas. Les tomates cultivées sur milieu non renouvelé tendent à être un peu plus pauvres en azote et un peu plus riches en phosphore, en soufre en potassium et en magnésium.

3/ En milieu partiellement renouvelé, et pour la solution choisie, les rapports entre éléments tendent souvent à varier plus dans la plante que dans le milieu.

Ils peuvent même varier en sens inverse dans la plante et dans le milieu. Ainsi le rapport Ca/Mg diminue dans le milieu, par suite de l'augmentation relative plus importante de la concentration en magnésium ; il tendrait à augmenter dans la plante, tout au moins à certaines périodes.

Les conséquences qu'on peut tirer de ces observations du point de vue méthodologique seront envisagées au moment de la discussion générale des résultats.

III - INFLUENCE DE L'APPLICATION PRECOCE DU TRAITEMENT III AUX JEUNES PLANTULES

A - BUT POURSUIVI

On pouvait se demander si le fait de soumettre les plantes dès la levée des graines au régime générateur de déficience ne modifierait pas le délai d'apparition ou la gravité des manifestations de carence.

Il convenait donc de comparer les effets du traitement III appliqué d'une part à des tomates alimentées dès la levée avec la solution III, d'autre part à des tomates alimentées pendant les premières semaines avec une solution nutritive bien équilibrée (solution II), comme nous l'avons fait pour l'ensemble des expériences.

B - SCHEMA EXPERIMENTAL

Les jeunes plantules ont été élevées sur sable, dans les conditions habituelles, et alimentées avec l'une ou l'autre des deux solutions nutritives (II et III). Au stade habituellement choisi pour la mise en expérience (54ème jour), un lot de chaque catégorie de jeunes plantes a été récolté et analysé (19 plantes pour la solution II, 24 pour la solution III). Le même jour, deux tomates de chaque catégorie ont été mises en place, dans les mêmes conditions que pour les autres expériences, sur solution III, fréquemment renouvelée et non diluée (44,53 m. eq/litre). L'expérience a malheureusement due être réduite, faute de place, à ces quatre plantes.

Elles ont été récoltées le 104ème jour et analysées individuellement. Les résultats donnés correspondent donc à une moyenne obtenue à partir de deux mesures ou de deux analyses individuelles.

C - CROISSANCE, DEVELOPPEMENT ET COMPOSITION MINERALE DES PLANTES

Le tableau XXVII rassemble les données relatives à la croissance en longueur de la tige principale, au poids de matière sèche formée par une plante et à la teneur en eau.

TABLEAU XXVII

Poids de récolte, longueur de la tige et teneur en eau

Poids mat. sèche = Poids de matière sèche formée par une plante
Longueur = Longueur de la tige principale mesurée du collet à l'extrémité de la pousse sommitale
Eau = Teneur en eau exprimée pour cent de matière végétale fraîche

		Poids mat. sèche g	Longueur cm	Eau %
54 jours	II	0,284	20	89,5
	III	0,221	17	90,5
104 jours	II ⟶ III	36,1	112	87
	III ⟶ III	43,7	153	89

Le tableau XXVIII rassemble les données relatives à la composition minérale des plantes.

Au 54ème jour, les jeunes tomates élevées sur solution II ont le même nombre de feuilles que les autres, mais leur croissance en longueur et leur croissance pondérale ont été plus importantes. Les deux lots de plantes récoltées ont une composition minérale nettement différente ; celles cultivées sur solution II, plus riches en azote, ont des taux de calcium et de magnésium près de deux fois plus élevés que celles cultivées sur solution III ; leur taux de potassium est un peu plus faible.

TABLEAU XXVIII

Teneurs en macro-éléments dans la plante entière
(Pour 100 g de matière sèche)

	Age		N	P	S	K	Ca	Mg
grammes	54 jours	II	4,91	0,80	0,59	5,88	1,65	0,69
		III	4,15	0,85	0,45	7,07	0,96	0,38
	104 jours	II ⟶ III	4,41	0,62	0,42	5,33	0,66	0,24
		III ⟶ III	4,77	0,68	0,62	6,04	0,67	0,30
milli-équivalents	54 jours	II	352	24	37	150	83	57
		III	298	25	28	181	48	31
	104 jours	II ⟶ III	317	19	26	136	33	20
		III ⟶ III	342	21	39	154	34	25

Après la mise en place de l'ensemble des plantes sur solution III, en aquiculture au sens strict, les tomates élevées sur solution II paraissent pendant une dizaine de jours être "favorisées" par rapport aux autres : leurs racines sont plus développées ; les fleurs de leur première inflorescence s'épanouissent normalement, alors qu'elles se dessèchent chez les plantes élevées sur solution III.

Par la suite, les différences observées entre les deux catégories de plantes disparaissent. Toutes les tomates sont atteintes, pratiquement en même temps, par les troubles caractéristiques du traitement III. Les deux plantes élevées sur solution II paraissent plus gravement touchées que les autres (dessèchement plus rapide des feuilles). L'analyse montre qu'au 104ème jour la composition minérale des quatre plantes récoltées est relativement peu différente. Le taux de calcium en particulier est exactement le même pour les deux catégories de plantes.

D - CONCLUSIONS

Dans le cas du traitement III, le fait de soumettre les plantes, dès la levée des graines, au régime générateur de déficience, au lieu de les élever pendant une cinquantaine de jours sur un milieu nutritif bien équilibré, ne semble pas modifier sensiblement la nature et le délai d'apparition des troubles.

CHAPITRE VI

ABSORPTION DU CALCIUM ET ACCUMULATION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM DANS LES DIFFÉRENTS ORGANES RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

I - BUT ET PLAN DE L'EXPERIENCE

A - BUT POURSUIVI

Les troubles observés chez les plantes du traitement III ont pu être assimilés à ceux d'une carence en calcium. Les analyses de la plante entière, récoltée à différents stades de développement, montrent une baisse du taux moyen de cet élément.

Il était intéressant :

1/ De rechercher si cette baisse s'accompagnait d'une diminution de la vitesse d'absorption du calcium (mesurée sur quelques heures) ;

2/ De préciser la répartition du calcium entre les différents organes chez les plantes carencées et de comparer cette localisation à celle du potassium.

B - SCHEMA EXPERIMENTAL

Nous avons cherché à obtenir ces données d'une part par des expériences de durée relativement courte (1 à 30 h) d'absorption en présence de calcium marqué et d'autre part par l'étude des teneurs en potassium et en calcium totaux des différents organes. Ce travail a été fait, pour des tomates cultivées sur solution II et sur solution III, à deux stades différents :

1/ Trois semaines environ après l'application des traitements, quand rien ne distingue encore extérieurement les deux catégories de plantes ;

2/ Deux mois environ après l'application des traitements, après l'apparition des signes visibles de carence.

1/ Préparation du matériel d'expérience

Les jeunes plantes - semées et élevées comme pour les expériences précédentes - ont été mises en expérience le 54ème jour après le semis (29 juin).

Leur taille moyenne (longueur de la tige mesurée sur vingt-deux plantes) était de 29 cm avec un coefficient de variabilité individuelle de 12,8 % (estimation de l'écart-type rapporté à la moyenne).

Elles ont été placées dans des vases de matière plastique d'une capacité de trois litres. Une moitié des plantes a été alimentée avec la solution nutritive II, l'autre moitié avec la solution nutritive III. Le milieu était renouvelé tous les deux ou trois jours. L'aération était assurée quotidiennement par agitation manuelle.

Le 74ème jour, les tomates restant en expérience ont été transférées dans des vases de matière plastique d'une capacité de treize litres. Le milieu était renouvelé tous les trois ou quatre jours. L'aération était assurée par des pompes d'aquarium dont le débit était réglé de manière à fournir un courant continu de bulles fines. Les pompes fonctionnaient neuf heures par jour.

Les expériences de l'été 1963 n'ont pas été faites dans la même serre que les précédentes. Ainsi pour des raisons indépendantes de notre volonté, et sans qu'il fut possible d'y remédier, les plantes ont été soumises à des conditions de température, d'humidité et d'éclairement différentes. De plus - et ceci volontairement - une modification importante a été apportée dans la technique de culture : le milieu nutritif a été aéré neuf heures par jour au lieu de deux heures (durée qui paraissait insuffisante d'après les observations faites sur l'état des racines lors des expériences précédentes). Cette modification a pu influencer les résultats du fait d'une part de l'augmentation de la teneur en oxygène, d'autre part de l'intensification du brassage de la solution nutritive.

Une expérience préliminaire en présence de calcium marqué, expérience d'une durée de 36 heures, faite avec des plantes âgées de 66 jours, avait permis de fixer l'intervalle de temps convenable entre deux récoltes pour les études d'absorption.

2/ Etude faite au 74ème jour

Le 74ème jour (19 juillet), seize plantes cultivées sur solution II ont été placées individuellement dans des récipients contenant un litre de solution II ; une partie du calcium était apportée sous forme de chlorure de calcium marqué de manière à avoir une activité de 0,3 mc/litre (soit, par litre, 8,7 mg de $CaCl_2$ marqué, tel qu'il est fourni par le C. E. A.). Seize plantes, cultivées sur solution III, ont été placées dans les mêmes conditions sur solution III contenant la même quantité de ^{45}Ca. Il avait été tenu compte lors de la préparation des solutions nutritives de l'apport de calcium sous forme de $CaCl_2$ marqué de façon à ne pas modifier la concentration totale en calcium.

L'expérience d'absorption a duré vingt-quatre heures. Les résultats ont montré que la quantité de calcium apportée par un litre de solution était largement suffisante pour que la teneur du milieu en cet élément puisse être considérée comme sensiblement constante pendant ce laps de temps. Le milieu n'a pas été aéré. La température de l'air a varié entre 21° et 24°. Des plantes ont été prélevées après une heure, quatre heures, douze heures et vingt-quatre heures, à raison de quatre plantes par traitement et par prélèvement.

Le même jour, quatre plantes (deux par traitement) n'ayant pas absorbé de calcium radioactif ont été récoltées en vue de l'analyse chimique.

3/ Etude faite au 117ème jour

Le 117ème jour (31 Août), quatre plantes cultivées sur solution II et quatre plantes cultivées sur solution III ont été transférées dans des récipients contenant les mêmes solutions, préparées comme pour l'étude précédente. Chaque tomate disposait de 12,2 litres de solution. Dans ces conditions la teneur en calcium du milieu au cours de l'expérience peut être considérée comme sensiblement constante. L'expérience d'absorption a duré trente heures. Le milieu n'a pas été aéré. La température de l'air a varié entre 17° et 22°. Les huit plantes ont été prélevées après trente heures de contact avec la solution marquée.

Le 121ème jour, quatre plantes (deux par traitement) n'ayant pas absorbé de calcium radioactif ont été récoltées en vue de l'analyse chimique.

4/ Récoltes et traitement du matériel récolté

Les racines ont été lavées rapidement, à plusieurs reprises, à l'eau déminéralisée, puis épongées avec du papier filtre. Elles ont été ensuite séparées de la tige. Les parties aériennes de chaque plante ont été rapidement divisées en plusieurs lots et les différents lots d'organes pesés séparément pour chaque plante.

Pour les tomates récoltées après l'expérience d'absorption du 74ème jour on a distingué les lots suivants :

- racines,
- moitié inférieure de la tige,
- " supérieure de la tige,
- feuilles de la moitié inférieure,
- " de la " supérieure.

Pour les tomates récoltées au 117ème jour :

- racines,
- tronçons de la tige, sectionnée de 50 cm en 50 cm,
- feuilles correspondant à chacun de ces tronçons,
- inflorescences.

Pour quelques échantillons de feuilles, on a séparé les limbes et les pétioles.

5/ Nature et portée des données obtenues

Les données fournies par l'étude faite en présence de calcium marqué nous renseignent sur l'absorption brute, c'est-à-dire sur les quantités de calcium entrées dans la racine, mais dont une partie a pu ressortir par diffusion ou échange. Celles fournies par l'analyse chimique permettent de connaître le bilan de l'absorption, c'est-à-dire les quantités de calcium qui sont effectivement restées dans la plante. Les deux types d'expérience sont donc complémentaires.

II - ABSORPTION DU CALCIUM ET ACCUMULATION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM AU 74ème JOUR

A - DESCRIPTION DU MATERIEL VEGETAL

Le tableau XXIX rassemble les données relatives à la taille et au poids de matière sèche des tomates choisies pour l'expérience d'absorption en présence de ^{45}Ca.

TABLEAU XXIX

Longueur de la tige et poids de récolte au 74ème jour

$\bar{x}$ = moyenne arithmétique des mesures individuelles
C. V. = coefficient de variation des mesures individuelles (estimation de l'écart-type rapporté à la moyenne)

Traitement	Nombre de plantes	Longueur en cm			Poids de mat. sèche en g						Teneur en eau (% mat. fraîche)	
					Plante entière			Racines				
		$\bar{x}$	C. V.	Différence II - III	$\bar{x}$	C. V.	Différence II - III	$\bar{x}$	C. V.	Différence II - III	Plante entière	Racines
II	16	89	6,4 %	N.S.	5,17	14,7 %	N.S.	0,49	17,5 %	N.S.	92	96
III	16	89	8,7 %		4,87	11,7 %		0,52	22,3 %		93	96

Les quatre plantes réservées à l'analyse chimique leur sont exactement comparables.

Les tomates des traitements II et III ont exactement la même taille et sensiblement le même poids. Rien ne les distingue dans leur aspect extérieur. Les trois ou quatre premières inflorescences sont en fleurs.

B - ABSORPTION DU CALCIUM EN PRESENCE DE ^{45}Ca EN FONCTION DU TEMPS

Le tableau XXX rassemble les données relatives à l'absorption du calcium total par la plante entière en fonction du temps, telles qu'elles peuvent être calculées d'après les mesures du taux de radioactivité des différents organes ; les mêmes données ont été traduites graphiquement (Fig. 11).

Le tableau XXXI exprime les résultats obtenus rapportés aux différentes catégories d'organes étudiées séparément.

La figure 12 traduit les données relatives aux racines.

La différence entre les deux traitements est toujours statistiquement hautement significative.

TABLEAU XXX

Absorption du calcium par la plante entière en fonction du temps

Durée d'absorption	mg Ca absorbés par plante		mg Ca absorbés par gramme mat. sèche	
	II	III	II	III
1 heure	0,890	0,435	0,172	0,089
4 "	1,330	0,584	0,292	0,141
12 "	2,343	0,998	0,462	0,192
24 "	3,538	1,187	0,678	0,236

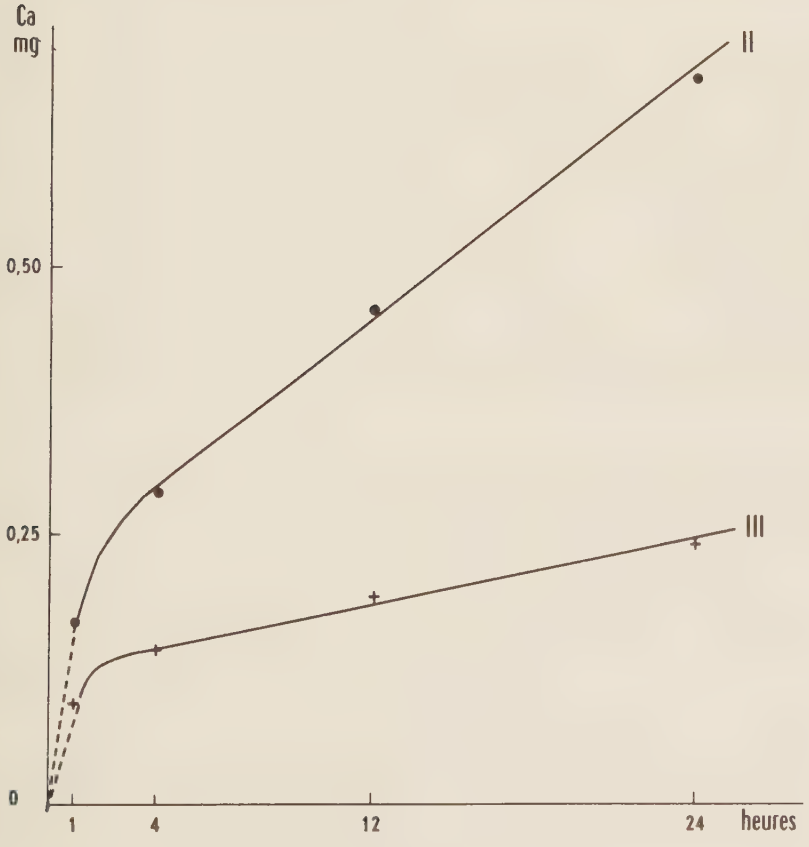

Figure 11

Solutions II et III : Absorption du calcium en fonction du temps
(mg de calcium absorbés par gramme de matière sèche).

TABLEAU XXXI

Pénétration du calcium en fonction du temps dans les différents organes
(Résultats rapportés à une plante et exprimés en mg de Ca)

Durée d'absorption	Racines		Tiges				Feuilles			
	II	III	moitié inférieure		moitié supérieure		moitié inférieure		moitié supérieure	
			II	III	II	III	II	III	II	III
1 heure	0,890	0,435	0	0	0	0	0	0	0	0
4 "	0,821	0,537	0,438	0,045	0,072	0	0	0	0	0
12 "	1,319	0,834	0,839	0,164	0,096	0	0,088	0	0	0
24 "	1,527	0,936	1,429	0,248	0,394	0	0,163	0	0	0

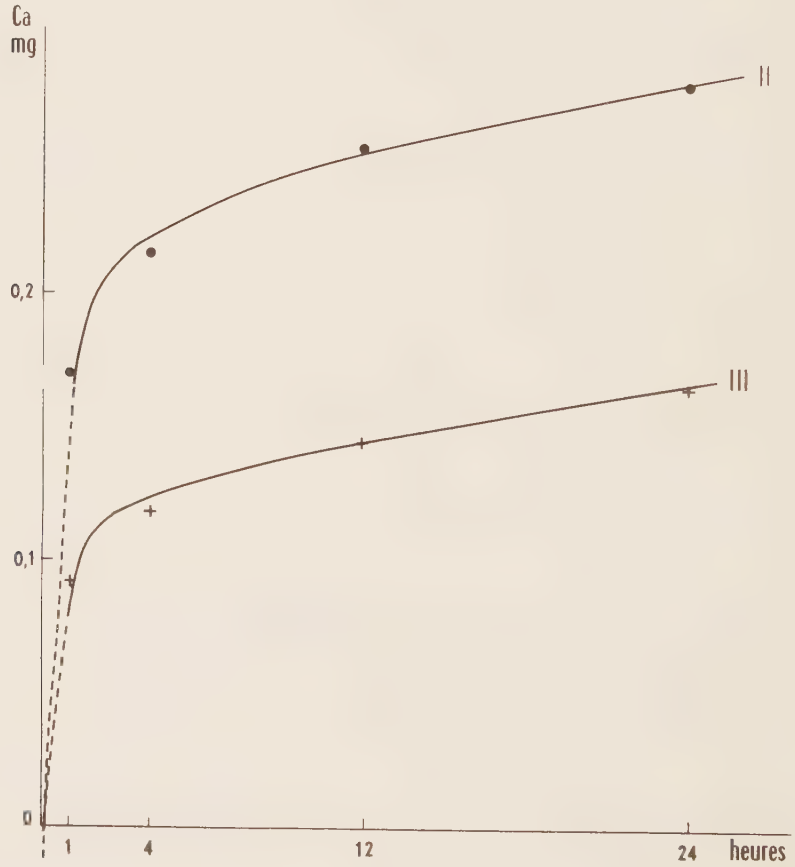

Figure 12

Solutions II et III : Pénétration et accumulation du calcium dans les racines en fonction du temps.
(Résultats exprimés en mg de calcium et rapportés à un gramme de matière sèche).

Les courbes qui rendent compte de l'absorption par la plante entière ou par les racines seules (Fig. 11 et 12) se décomposent, comme il est classique, en deux branches : une branche rapidement ascendante, correspondant à peu près aux deux premières heures de l'expérience et une branche beaucoup plus longue et de pente beaucoup plus faible (2 à 24 heures). Pour la première partie de la courbe relative à la plante entière (Fig. 11) il ne s'agit que de pénétration dans les racines ; le calcium marqué n'atteint pas encore la tige.

Suivant l'interprétation habituelle (Epstein et Hagen, 1952), et en première approximation (Vallée, 1963), la première branche représenterait une phase où jouent surtout des phénomènes d'absorption passifs, la seconde une phase d'absorption avant tout active, métabolique.

Si on examine les courbes de la figure 12, qui traduisent l'évolution en fonction du temps des quantités de calcium absorbées et accumulées dans les racines, on voit que :

1/ Les deux courbes sont, après la quatrième heure, presque parallèles. On peut en déduire que l'absorption active n'est que peu modifiée.

2/ L'écart qui sépare les deux courbes montre que l'absorption passive est plus importante en valeur absolue pour le traitement II que pour le traitement III, mais, relativement à la concentration en calcium du milieu, elle est au contraire plus importante dans le second cas ; d'ailleurs les valeurs de l'espace libre apparent, calculées selon la méthode de Butler (1953) sont plus élevées pour le traitement III (16 %) que pour le traitement II (6 %).

Si on compare à ces courbes celles de la figure 11 relatives aux plantes entières, on retrouve le décalage des courbes traduisant le fait que les plantes III absorbent moins de calcium que les autres. Mais, ce qui est plus intéressant, on constate que cette différence augmente avec le temps. Les deux courbes sont nettement divergentes : après une heure de contact avec la solution contenant du calcium marqué les tomates II ont absorbé 1,9 fois plus de calcium que les autres, après quatre heures, deux fois plus et après 24 heures, 2,9 fois plus.

Il est par conséquent évident que, dans le cas du traitement III, le transport du calcium vers les parties aériennes est plus fortement réduit que sa pénétration dans les tissus radiculaires (tout au moins dans leurs assises les plus externes, le "barrage" pouvant se localiser au niveau de l'endoderme).

Cette conclusion se retrouve quand on suit la progression du calcium absorbé le long de la tige et vers les feuilles (tableau XXXI). On peut même constater que ce n'est pas seulement le passage des racines à la tige qui est considérablement ralenti dans le cas du traitement III, mais, d'une manière générale, le transport dans les organes aériens.

Le transport vers les feuilles paraît très lent: il faut près de 12 heures pour qu'une faible radioactivité apparaisse dans les feuilles inférieures des plantes II (Un autre essai, limité à une seule plante, a montré que le calcium marqué a atteint les feuilles supérieures au bout de 45 heures). L'expérience n'a pas été suffisamment prolongée pour que la radioactivité apparaisse dans les feuilles des plantes III.

C - DISTRIBUTION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM DANS LA PLANTE ENTIERE ET DANS LES DIFFERENTS ORGANES

Le tableau XXXII rassemble les données relatives à la teneur en potassium et en calcium, déterminée par analyse chimique, de la plante entière et de ses différents organes au 74ème jour, c'est-à-dire trois semaines après l'application des traitements.

TABLEAU XXXII

Teneur en potassium et en calcium au 74ème jour et rapports entre ces éléments en fonction des organes et des traitements

		Teneurs (g pour 100 g mat. sèche)				Rapports			
		K		Ca		K/Ca		K^{II}/K^{III}	Ca^{II}/Ca^{III}
		II	III	II	III	II	III		
Plante entière		6,47	8,12	1,41	1,09	4,6	7,5	0,80	1,3
Racines		9,16	9,46	0,66	0,90	13,9	10,5	0,97	0,73
Tiges	inf.	6,17	7,48	1,15	0,95	5,4	7,9	0,83	1,2
	sup.	9,26	10,4	0,89	0,60	10,4	17,3	0,89	1,5
Feuilles	inf.	5,94	9,09	3,27	2,13	1,8	4,3	0,65	1,5
	sup.	5,10	6,74	1,05	0,89	4,9	7,6	0,76	1,2

Pour tous les organes, à l'exception des racines, les taux de potassium des tomates III sont toujours plus forts et les taux de calcium plus faibles que ceux des tomates II. Pour les racines, le taux de potassium est presqu'identique pour les deux traitements et le taux de calcium est plus élevé chez les plantes III (+ 36 %). L'importance des différences observées en fonction du traitement, de l'ordre de 25 % pour la plante entière, varie en fonction des organes. L'écart est le plus important pour les feuilles inférieures (K II/K III = 0,65 ; Ca II/Ca III = 1,5).

On remarque que la valeur du rapport K/Ca est particulièrement élevée pour la partie supérieure des tiges des plantes III (17,3, alors qu'elle est de 10,4 pour les mêmes organes des plantes II).

III - ABSORPTION DU CALCIUM ET ACCUMULATION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM AU 117ème JOUR

A - DESCRIPTION DU MATERIEL VEGETAL

Le tableau XXXIII rassemble les données relatives à la taille et au poids de matière sèche des tomates choisies pour l'expérience d'absorption de ^{45}Ca.

Les quatre plantes réservées à l'analyse chimique leur sont exactement comparables.

TABLEAU XXXIII

Longueur de la tige et poids de récolte au 117ème jour

$\bar{x}$ = moyenne arithmétique des mesures individuelles
C. V. = coefficient de variation des mesures individuelles (estimation de l'écart-type rapporté à la moyenne)

Traitement	Nombre de Plantes	Longueur en cm			Poids de mat. sèche en g						Teneur en eau (% mat. frafche)	
					Plante entière			Racines				
		$\bar{x}$	C. V.	Différence II - III	$\bar{x}$	C. V.	Différence II - III	$\bar{x}$	C. V.	Différence II - III	Plante entière	Racines
II	4	357	5 %	S à 0,05 %	65,7	19,7 %	NS	6,39	20,95 %	NS	89	95
III	4	276	15,1 %		54,9	4 %		7,15	7,41 %		88	95

Les premiers symptômes visibles de carence sont apparus le 47ème jour après le début du traitement (14 août) sur une des plantes du traitement III (flétrissement de la pousse sommitale). Les autres tomates soumises au même traitement ont été atteintes les unes après les autres les jours suivants. Les troubles observés sur les organes aériens sont exactement les mêmes que lors des expériences précédentes. Mais il faut remarquer qu'ils se sont manifestés un peu plus tardivement et sur des plantes ayant atteint une beaucoup plus grande taille (277 cm en moyenne au lieu de 110). Pendant toute la durée de la végétation les tomates sont restées beaucoup plus longues et plus minces que celles cultivées précédemment (rapporté à une même longueur de tige, le poids de récolte est, au 117ème jour, environ deux fois plus faible). Cette différence doit être mise en rapport avec les conditions climatiques.

Du fait de l'aération quotidienne plus prolongée du milieu, les racines étaient en parfait état dans les deux solutions nutritives (ce qui n'avait pas été le cas pour les expériences précédentes). Les racines des tomates III avaient le même aspect que celles des plantes normalement alimentées et leur croissance n'avait pas été réduite par rapport à celle des tomates II.

B - ABSORPTION DU CALCIUM EN PRESENCE DE CALCIUM MARQUE (Durée de la période d'absorption : 30 heures)

Le tableau XXXIV rassemble les données relatives à l'absorption du calcium total par la plante entière en 30 heures, telles qu'elles peuvent être calculées d'après les mesures du taux de radioactivité des différents organes. Le tableau XXXV exprime les résultats obtenus rapportés aux différentes catégories d'organes étudiées séparément.

La différence entre les deux traitements est toujours statistiquement hautement significative.

TABLEAU XXXIV

Absorption du calcium par la plante entière
(Durée d'absorption : 30 heures)

Traitement	mg Ca absorbés par plante	mg Ca absorbés par gramme mat. sèche
II	39,3	0,58
III	11,5	0,21

TABLEAU XXXV

Répartition dans les différents organes du calcium absorbé
(Durée d'absorption : 30 heures. Résultats rapportés à une plante et exprimés en mg de Ca)

Organes			Traitement	
			II	III
Racines			13,5	8,66
Tiges	T_1	0- 50 cm	8,18	2,25
	T_2	50-100 cm	6,44	0,52
	T_3	100-150 cm	4,21	0
	T_4	150-200 cm	2,79	0
	T_5	200-250 cm	1,65	0
	T_6	250-300 cm	0,57	0
	T_7	300-350 cm	0	0
	T_8	350-400 cm	0	0
Feuilles	F_1	T_1	0,78	0
	F_2	T_2	0,79	0
	F_3	T_3	Traces	0
	F_4	T_4	"	0
	F_5	T_5	0	0
	F_6	T_6	0	0
	F_7	T_7	0	0
	F_8	T_8	0	0
Inflorescences	I_1	T_1 à T_4	0	0
	I_2	T_5 à T_8	0	0

Les résultats obtenus (tableaux XXXIV et XXXV) montrent que :

1/ Quel que soit le traitement, la quantité de calcium absorbée par unité de temps et par gramme de matière sèche a légèrement diminué par rapport au stade précédent (diminution de l'ordre de 15 %). Cette diminution en fonction de l'âge paraît relativement moins marquée dans le cas du traitement III, mais la différence est faible.

Si on se réfère à la quantité de calcium absorbée par gramme de matière sèche, la différence entre les deux traitements est donc à très peu de chose près du même ordre qu'au 74ème jour.

2/ Les observations précédentes se trouvent confirmées. Dans le cas du traitement III, la pénétration dans les racines est moins sévèrement freinée que le transport vers et dans les parties aériennes.

Au bout de 30 heures, 75 % du calcium absorbé est retenu dans les racines dans le cas du traitement III et 34 % dans le cas du traitement II. On peut déceler la présence du calcium marqué dans la tige jusqu'à trois mètres du collet et dans les feuilles jusqu'à un mètre chez les tomates II ; dans la tige jusqu'à un mètre du collet chez les tomates III. Aucune radioactivité n'apparaît dans les feuilles des plantes III.

Dans le cas du lot de feuilles F_2, les pétioles et les limbes ont été étudiés séparément. Tout le calcium absorbé était localisé dans les pétioles.

C - DISTRIBUTION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM DANS LES DIFFERENTS ORGANES

Le tableau XXXVI rassemble les données obtenues par l'analyse chimique et relatives à la teneur en potassium et en calcium de certaines catégories d'organes au 117ème jour, c'est-à-dire deux mois après l'application des traitements.

TABLEAU XXXVI

Teneurs en potassium et en calcium au 117ème jour et rapports entre ces éléments en fonction des organes et des traitements
(La numérotation des différentes catégories d'organes est la même que pour le tableau XXXV)

		Teneurs (g pour 100 g mat. sèche)				Rapports			
		K		Ca		K/Ca		K^{II}/K^{III}	Ca^{II}/Ca^{III}
		II	III	II	III	II	III		
Racines		7,49	8,98	0,84	0,68	8,9	13,2	0,83	1,2
Tiges	T_1	4,15	5,34	1,83	0,92	2,3	5,8	0,76	2
	T_2	5,39	6,82	1,53	0,78	3,5	8,8	0,79	2
	T_4	4,99	6,21	1,27	0,53	3,9	11,7	0,80	2,4
	T_7	5,43	6,35	0,54	0,28	10	22,7	0,86	1,9
Feuilles	F_1	5,68	12,23	4,47	2,53	1,3	4,8	0,46	1,8
	F_2	5,63	9,94	3,56	2,19	1,6	4,5	0,57	1,6
	F_4	5,72	8,86	2,18	1,23	2,6	7,2	0,65	1,8
	F_7	4,11	5,31	0,80	0,27	5,1	19,7	0,77	3

L'écart en fonction du traitement des taux respectifs de potassium et de calcium est plus grand qu'au 74ème jour.

En ce qui concerne le calcium, la différence entre les deux traitements est sensiblement la même pour les tiges et pour les feuilles. Les tiges et les feuilles des tomates III ont un taux de calcium deux fois plus faible que les mêmes organes des tomates II. La différence cependant augmente pour les feuilles du sommet atteintes par les troubles de carence (Ca II/Ca III = 3).

En ce qui concerne le potassium, la différence entre les deux traitements est plus marquée pour les feuilles que pour les tiges.

Les racines III sont un peu plus riches en potassium que les autres (le rapport K II/K III ayant une valeur sensiblement égale à celle qu'il a dans la tige : 0,83). Il est très important de noter que les racines III, plus riches en calcium que les racines II au 74ème jour, ont au 117ème jour un taux de calcium à peine plus faible (Ca II/Ca III = 1,2).

Relativement à la quantité de calcium présente au 74ème jour, les feuilles et les parties de la tige les plus âgées s'enrichissent moins en calcium chez les tomates III que chez les tomates II.

Le rapport K/Ca atteint une valeur particulièrement élevée dans la partie supérieure de la tige des plantes III et dans les feuilles correspondantes (22,7 et 19,7, alors que cette valeur est de 10 et de 5,1 pour les mêmes organes des plantes II).

IV - CONCLUSIONS

1/ Dans des conditions climatiques différentes et avec une aération plus intense du milieu, les troubles de carence en calcium, caractéristiques du traitement III, se sont manifestés plus tardivement, sur des plantes ayant atteint une plus grande taille, mais furent exactement identiques à ceux observés précédemment.

2/ Les expériences d'absorption en présence de calcium marqué montrent que :

a) La vitesse d'absorption du calcium par les racines diminue légèrement entre le 74ème et le 117ème jour ; cette diminution n'est pas plus sensible dans le cas du traitement III que dans celui du traitement II.

b) Les quantités de calcium absorbées en 24 ou 30 heures par les racines et demeurant dans ces organes sont plus faibles dans le cas du traitement III, mais la diminution par rapport au traitement II n'est que de 40 % environ.

c) Après un temps d'absorption de 24 ou 30 heures, les quantités de calcium parvenues aux tiges et aux feuilles sont huit ou neuf fois plus faibles dans le cas du traitement III.

d) Même chez les plantes du traitement II, pouvant être considérées comme normalement alimentées, les déplacements du calcium sont lents (de l'ordre de 20 cm environ par heure dans la tige, au 74ème jour).

3/ Le dosage du calcium et du potassium dans les différents organes montre que :

a) La teneur en calcium par rapport à la matière sèche des tiges et des feuilles est toujours plus élevée chez les plantes du traitement II ;

la différence entre les deux traitements augmente avec le temps ; au 117ème jour cette différence atteint la valeur la plus forte dans les feuilles carencées du sommet (qui ont un taux de calcium trois fois plus faible que les mêmes feuilles chez les plantes non carencées).

b) Le rapport K/Ca a une valeur particulièrement élevée dans les parties sommitales des plantes III, organes qui seront ou sont atteints par les troubles de carence en calcium (tiges au 74ème jour : 17,3 ; tiges et feuilles au 117ème jour : 22,7 et 19,7).

c) La teneur en calcium par rapport à la matière sèche des racines du traitement III est au 74ème jour plus élevée et au 117ème jour seulement légèrement plus faible que celle des racines du traitement II (diminution de 20 % environ). Il en résulte que chez les tomates III les racines contiennent environ 10 % du calcium total de la plante et chez les tomates II environ 4 %.

d) Par rapport au 74ème jour, l'augmentation avec l'âge du taux de calcium dans les feuilles et dans les tiges est moins forte chez les plantes du traitement III que chez celles du traitement II.

Les résultats des dosages s'interprètent donc de la même manière que ceux des expériences d'absorption en présence de calcium marqué : dans le cas du traitement III, les quantités de calcium transportées vers les parties aériennes sont réduites dans une proportion plus importante que celles pénétrant et demeurant dans les racines, au point que les racines des plantes cultivées sur le milieu le plus pauvre en calcium accusent, au moins à certains moments, une teneur en calcium plus forte que celle des plantes cultivées sur un milieu cinq fois plus riche en calcium.

CHAPITRE VII

DISCUSSION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS

I - VALIDITE DES METHODES ADOPTEES. CONSEQUENCES DES RESULTATS OBTENUS SUR LE PLAN METHODOLOGIQUE

A - AMPLITUDE DES VARIATIONS DE COMPOSITION DES SOLUTIONS NUTRITIVES EN FONCTION DES CONDITIONS DE RENOUVELLEMENT DU MILIEU

1/ Cas de milieux intégralement renouvelés. Amplitude des variations dans l'intervalle séparant deux renouvellements

Pour faciliter les interprétations, nous avons cherché à assurer dans toutes nos expériences, par un renouvellement suffisamment fréquent des solutions nutritives, la constance, tout au moins approximative, de la composition du milieu et un apport largement suffisant en valeur absolue de chaque élément.

Les plantes n'ont jamais utilisé plus de vingt pour cent des quantités de chaque élément fournies entre deux renouvellements du milieu (tableaux IV et XI). L'écart entre la valeur d'un rapport entre éléments dans le milieu initial et celle du même rapport dans le milieu usé a rarement atteint vingt pour cent (tableaux V et XII). Les courbes en "dents de scie" qui traduisent l'évolution de la composition du milieu paraissent donc suffisamment peu creusées et suffisamment régulières pour qu'on puisse ne pas tenir compte de leurs oscillations.

Nous n'avons pas déterminé les variations de la concentration globale, qui dépendent tout autant de la consommation d'eau de la plante que de la consommation d'éléments ; mais les variations n'ont pas pu être importantes : entre deux renouvellements du milieu, les tomates n'ont jamais consommé plus de 14 % du total des éléments fournis et la quantité de liquide a été ramenée quotidiennement, dans chaque pot, à son volume initial.

Le pH, relativement stable en début de culture, varie sensiblement par la suite dans le laps de temps qui sépare deux renouvellements de la solution. Le milieu tend à s'alcaliniser. Les variations peuvent être de l'ordre de l'unité pH (bien que la solution nutritive soit tamponnée par les phosphates). Aucune explication satisfaisante ne peut pour l'instant être avancée.

2/ Cas d'un milieu partiellement renouvelé dont la composition est proche de l'"optimum"

La solution II peut être considérée, en fonction des résultats de nos premières expériences (qui ne figurent pas dans ce mémoire), comme un milieu nutritif voisin de l'"optimum" pour la tomate "Groseille rouge".

Nous avons cultivé des tomates sur cette solution, sans jamais renouveler intégralement le milieu, les apports complémentaires de solution venant s'ajouter au milieu usé.

Dans ces conditions, si les concentrations des différents éléments dans la solution ont augmenté jusqu'à doubler pour certaines par rapport à la valeur initiale, l'amplitude de variation des rapports entre éléments, généralement de l'ordre de 20 %, a atteint 30 % pour certains rapports (N/S et K/Mg).

Dans le même milieu, intégralement renouvelé, ces variations ne dépassent jamais 15 % dans l'intervalle séparant deux renouvellements. De plus, dans le cas du milieu partiellement renouvelé, ces variations sont toujours positives, au lieu d'osciller seulement en "dents de scie". Enfin, on peut présumer qu'à partir de solutions nutritives moins bien adaptées à la consommation de la plante, les variations des rapports initiaux seraient encore plus importantes.

Dans l'expérience considérée ici, l'absence de renouvellement intégral du milieu n'a guère eu d'effet sur la croissance et le développement de la tomate. Il n'en est évidemment ainsi que parce qu'elle disposait de tous les éléments en quantités convenables et largement suffisantes.

Par rapport aux taux d'éléments observés chez des plantes comparables cultivées sur le même milieu intégralement renouvelé, on a enregistré des différences de l'ordre de 15 %. La composition minérale paraît donc plus affectée que la croissance et, si le renouvellement partiel du milieu nutritif peut suffire quand on ne cherche qu'à cultiver des plantes en aquiculture, cette méthode n'est plus valable quand on veut étudier la composition minérale de ces plantes.

B - ANALYSE DE LA PLANTE ENTIERE ET ANALYSE DES RACINES

A moins de travailler en aquiculture stricte, et d'isoler convenablement les plantes les unes des autres, il est généralement très difficile de récolter les racines dans de bonnes conditions. Pour beaucoup d'études de nutrition minérale, surtout de caractère plus ou moins agronomique, on se contente de récolter et d'analyser les parties aériennes.

Il convient de se demander d'une part ce que représentent les éléments accumulés par les racines par rapport à l'accumulation des parties aériennes, d'autre part si l'analyse des parties aériennes seules suffit à donner une image satisfaisante des résultats de l'absorption et du transport des éléments.

Nos analyses de racines apportent quelques éléments de réponse à ces deux questions.

1/ Consommation d'éléments par les racines et par les parties aériennes

Les racines de la tomate "Groseille rouge", âgées de trois à quatre mois environ, et cultivées sur le milieu III contenaient, pour l'une de nos ex-

périences, un cinquième à un tiers de l'azote consommé par la plante entière ; un quart à un tiers du phosphore ; un cinquième à un quart du soufre ; un sixième à un cinquième du potassium ; un huitième à un cinquième du calcium ; un sixième environ du magnésium ; un septième à un quart enfin du total des éléments consommés, suivant le moment de la récolte et la concentration de la solution.

Lors d'une autre expérience, les racines de tomates âgées de deux mois et demi contenaient, quand elles étaient cultivées sur milieu II, environ un septième du potassium et un vingtième du calcium consommé par la plante entière, et sur milieu III, environ un huitième du potassium et un dixième du calcium.

Les éléments accumulés dans les racines représentent donc ici une part relativement importante du total des éléments consommés par la plante entière.

2/ Composition minérale des racines et composition minérale des parties aériennes

Les taux des différents éléments réalisés dans les racines et leurs rapports ne sont pas les mêmes que dans les parties aériennes, prises comme un tout. Ils peuvent même être très différents (Blanc-Aicard, 1962 ; Mengel, 1962).

Les racines que nous avons analysées étaient plus riches en azote (différences de l'ordre de 40 %), en phosphore, en soufre et en potassium que les parties aériennes. Elles tendaient à être plus pauvres en calcium. Les taux de magnésium étaient peu différents dans les parties aériennes et dans les racines.

Le sens et l'importance des différences observées dépendent beaucoup de l'espèce étudiée (Blanc-Aicard, 1962 ; Mengel, 1962).

Dans le cas de la tomate "Groseille rouge", l'importance de ces différences n'est pas suffisante, étant donné le poids des racines par rapport à celui des parties aériennes, pour que le fait de récolter et d'analyser ou non les racines modifie notablement les données obtenues si on les exprime en teneurs pour cent de matière sèche de la plante entière (les différences ne dépassent pas 5 % pour le potassium, le calcium et le magnésium et 10 % pour l'azote, le phosphore et le soufre).

Ces résultats sont en bon accord avec ceux de Collander (1941), qui confirment des résultats plus anciens de Burström. Collander était arrivé à la conclusion que l'analyse des parties aériennes seules pouvait rendre compte de façon satisfaisante, pour des genres très divers, des taux de potassium, calcium et magnésium réalisés dans la plante entière. Il n'en était pas de même pour le sodium, le cuivre et le manganèse. Collander n'a pas dosé l'azote, le phosphore et le soufre.

Pour apprécier convenablement les quantités absolues d'éléments consommées par une plante il paraît donc indispensable d'analyser les racines. Par contre, l'analyse des parties aériennes seules peut suffire, tout au moins dans certains cas, à donner une image satisfaisante des quantités relatives accumulées par la plante entière.

C - DELAI D'APPARITION DES SYMPTOMES VISIBLES DE CARENCE. EFFET D'UNE APPLICATION PRECOCE DU TRAITEMENT

Le traitement III modifie en quelques jours la composition minérale des tissus, mais ses effets ne se font sentir qu'au bout de quelques semaines sur la croissance et l'aspect des tomates.

On a déjà souvent observé qu'en faisant varier l'alimentation minérale on modifiait plus rapidement et plus facilement la composition de la plante que le poids de récolte. Nos résultats attirent l'attention sur le fait que certains déséquilibres peuvent ne se manifester dans le comportement extérieur de la plante qu'au bout d'un temps assez long.

Les effets du traitement III sont tout à fait comparables que les jeunes plantes aient été alimentées pendant les deux premiers mois avec une solution nutritive bien équilibrée ou soumises immédiatement après la levée au traitement générateur de déficience.

Les quantités d'éléments accumulées par des tomates âgées de deux mois sont insignifiantes en regard de celles qu'accumulent les plantes adultes. Nous savons d'ailleurs que la notion de "réserve" n'a pratiquement pas de valeur dans le cas du calcium.

D - INFLUENCE DE LA CONCENTRATION GLOBALE DU MILIEU NUTRITIF ET METHODE D'EXPERIMENTATION A SOMME CONSTANTE

Le fait d'avoir été cultivées pendant le dernier mois de l'expérience sur un milieu dont la concentration globale (80 - 90 m. eq./litre) était environ deux fois plus forte que celle choisie pour l'ensemble de nos expériences (40 m. eq./litre) n'a entraîné pour les tomates du traitement II que de faibles modifications du poids de récolte et des taux d'éléments de la plante entière (différences de l'ordre de 10 à 15 % en fin de végétation). Le taux de calcium était exactement le même dans les deux cas.

Le fait de diluer la solution III environ au tiers (15 m. eq./litre) pendant toute la durée de l'expérience ne semble avoir eu une action sur les taux d'azote, de phosphore et de soufre de la plante entière que pendant les premières semaines. La croissance et le comportement des tomates n'ont pas été sensiblement modifiés. Les taux de potassium, de calcium et de magnésium dans la plante entière et les courbes qui rendent compte de leur évolution sont remarquablement semblables que le milieu III soit ou non dilué.

Ces observations, aussi fragmentaires soient-elles, ne manquent pas d'intérêt. Les données utilisables sur les effets de la concentration globale d'un milieu sont rares pour les plantes vertes supérieures. Peu d'expériences de longue durée ont été faites, en aquiculture stricte, avec un même milieu employé à plusieurs concentrations différentes, dans des conditions assurant à la fois un rythme de renouvellement tel qu'aucun élément ne s'épuise dans la solution nutritive, une constance tout au moins approchée du pH et une agitation suffisante pour qu'il n'apparaisse pas de gradient de concentration dans le milieu (Johnston et Hoagland, 1929 ; Olsen, 1953).

Nos résultats tendent à montrer que les effets d'un milieu nutritif donné, en particulier son action sur les taux de potassium, de calcium et de magnésium de la plante entière, dépendent peu de la concentration globale, tout au moins dans les limites des valeurs envisagées (15 à 80 m. eq./litre). Ils

sont en bon accord avec ceux de Arnon et Hoagland (1943), Olsen (1953), Kahn et Hanson (1957) et Mengel (1962).

Kahn et Hanson ont montré que le fait de diluer au cinquième une solution inspirée de la formule de Hoagland ne modifiait pas le rapport K/Ca chez le blé et chez le soja. Mengel a montré, qu'entre 20 et 200 m. eq./litre environ, l'augmentation de la concentration globale du milieu ralentit nettement la croissance, mais n'a qu'une influence très réduite sur les taux de potassium, de calcium et de magnésium réalisés dans les parties aériennes (et dans la plante entière) chez le maïs et chez le tournesol (il n'en est pas de même pour le sodium dont le taux est une fonction presque linéaire de la concentration chez le tournesol).

Ce sont ces données sur le peu d'effet des variations - à l'intérieur de certaines limites - de la concentration globale du milieu nutritif qui autorisent l'expérimentation menée en maintenant constante la somme des concentrations équivalentaires des ions de la solution.

Cette méthode de travail, que nous avons adoptée, crée cependant des difficultés d'interprétation évidentes : les résultats ne peuvent être mis en relation avec une seule variable (aucune méthode ne permet d'ailleurs d'y arriver en toute rigueur). La méthode à somme constante a eu l'avantage dans notre cas - outre celui d'être compatible avec les possibilités expérimentales - de conserver, pour tous les milieux étudiés, une valeur sensiblement constante du pH et des valeurs rigoureusement identiques des concentrations en azote, phosphore et soufre.

Des recoupements entre les résultats obtenus sur une même solution à des dilutions différentes et des recoupements avec les résultats des autres auteurs nous permettent de pallier en partie l'inconvénient de ce mode d'expérimentation.

II - CONSOMMATION DE MACRO-ELEMENTS EN FONCTION DU STADE DE DEVELOPPEMENT PAR LA TOMATE GROSEILLE ROUGE CONVENABLEMENT ALIMENTEE

La figure 13 résume les données relatives à la consommation quotidienne moyenne, à diverses époques, des tomates cultivées sur solution II.

Sur le plan pratique, ces données, obtenues sur un milieu équilibré, peuvent apporter des indications utiles à l'élaboration de solutions nutritives adaptées, en aquiculture stricte, aux besoins de la tomate "Groseille rouge", à chaque stade de développement. Les comparaisons que nous avons pu faire nous-même avec une variété horticole de *Lycopersicum esculentum* et les comparaisons avec les résultats des auteurs qui ont étudié cette espèce montrent que ces données doivent pouvoir être utilisées dans une large mesure pour la culture de variétés horticoles de tomates.

En outre, elles nous apprennent que :

1/ La consommation de phosphore, quoique relativement faible, est cependant beaucoup plus importante que celle enregistrée par les autres auteurs, en particulier Arnon et Hoagland (1940) ; il est vrai que la concentration en phosphore de notre solution était environ deux fois plus élevée.

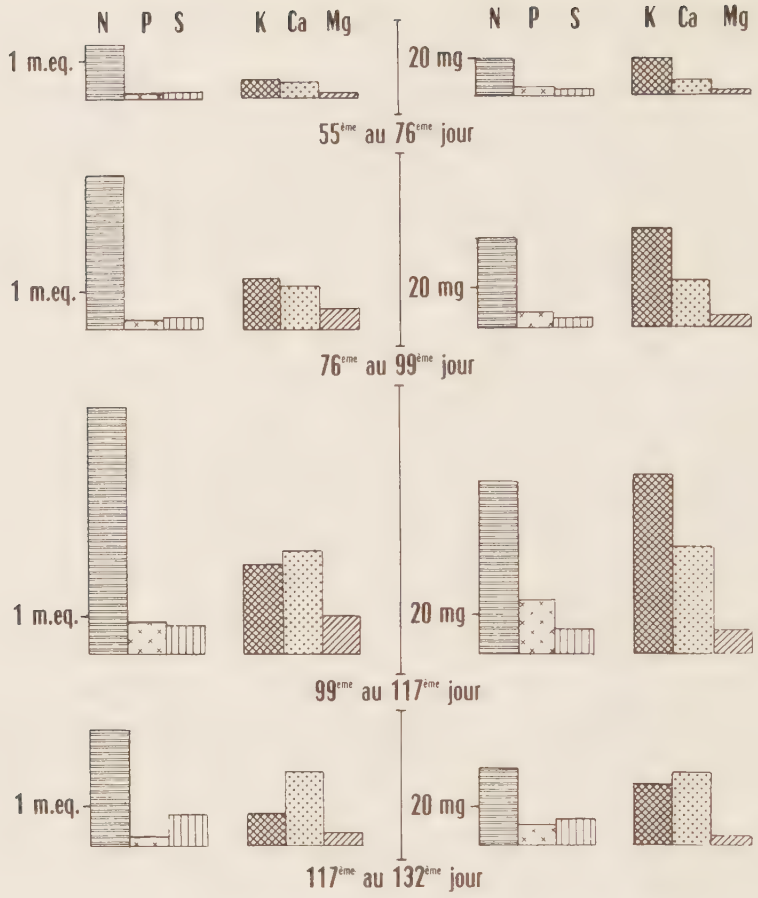

Figure 13

Solution II : Consommation quotidienne d'une plante à différentes périodes de sa vie (exprimée en m.eq. et en g).

2/ Au cours de presque toute sa vie, la tomate "Groseille rouge" consomme l'azote et le potassium en beaucoup plus grande quantité que les autres éléments.

3/ La consommation de calcium ne cesse cependant de croître en valeur relative à mesure que la plante vieillit : en fin de végétation, la tomate consomme plus de calcium que de potassium.

Sur ce point et sur le précédent, bien que nos plantes n'aient porté que très peu de fruits, nos résultats sont en parfait accord avec ceux d'Arnon et Hoagland (1940).

4/ La consommation en soufre augmente aussi en valeur relative avec le temps.

5/ Les proportions selon lesquelles les éléments sont consommés varient donc indiscutablement au cours du cycle de végétation, ce qui est en désaccord avec les conclusions tirées par Ansiaux (1960) de son étude sur la tomate.

III - CROISSANCE ET COMPOSITION MINERALE DE LA TOMATE GROSEILLE ROUGE EN FONCTION DE LA VALEUR DES RAPPORTS ENTRE LES TROIS PRINCIPAUX CATIONS DANS LE MILIEU

La solution I diffère de la solution II par une concentration en potassium plus élevée (+ 93 %) et des concentrations en calcium (- 18 %) et en magnésium (- 18 %) plus faibles. Rien ne distingue dans leur aspect extérieur les tomates cultivées sur ces deux milieux ; elles ont la même taille et le même poids. Les taux réalisés pour les différents éléments dans les deux catégories de plantes sont peu différents (la valeur des différences observées n'excédant pas 15 %). Ce résultat montre bien l'importance des mécanismes de régulation. Pour les forcer, il faut faire varier largement les concentrations en éléments du milieu, comme nous l'avons fait pour le traitement III.

La solution III diffère nettement des deux précédentes : sa concentration en potassium est cinq fois plus forte que celle de la solution I ; sa concentration en calcium six fois plus faible et sa concentration en magnésium cinq fois plus faible. Les tomates cultivées sur ce milieu sont nettement différentes de celles cultivées sur les solutions I et II (Fig. 14).

La différence est déjà sensible au bout de quelques jours pour les taux de potassium, de calcium et de magnésium ; elle augmente ensuite en fonction du temps (Fig. 15 : différence [III - I] positive pour K, négative pour Ca et Mg). A la fin de l'expérience, les tomates III ont un taux de potassium beaucoup plus élevé (1,9 fois plus fort par rapport aux tomates I) et un taux de calcium (2,9 et 1,8 fois plus faibles) et de magnésium beaucoup plus faibles.

Dans le cas du traitement III, l'amplitude de variation du rapport potassium/alcalino-terreux est beaucoup plus grande et son évolution tout à fait aberrante (Fig. 16).

Pour ce qui est de la taille et du poids de récolte, la différence n'apparaît qu'au bout de plusieurs semaines (Fig. 2, 3 et 14). Le ralentissement ou l'arrêt de la croissance s'accompagnent de troubles visibles de déficience.

La nature des symptômes présentés par les plantes du traitement III, leur composition élémentaire et son évolution au cours du temps conduisent à attribuer ces troubles à une carence en calcium. Celle-ci fait l'objet d'une étude approfondie dont les résultats sont discutés au paragraphe suivant.

On constate que les tomates du traitement III ont à peu près les mêmes taux d'azote et de soufre que celles des traitements I et II ; elles sont un peu plus pauvres en phosphore (différences de l'ordre de 30 % au bout de deux mois et demi). Beeson, Lyon et Barrentine (1944) avaient déjà noté pour la tomate l'absence de relation entre les variations des taux d'azote et de soufre dans la plante et les variations du potassium, du calcium et du magnésium dans le milieu ou dans la plante. L'abaissement du taux de phosphore peut sans doute être mis en rapport avec la diminution de la teneur en magnésium. Une corrélation positive phosphore - magnésium a été trouvée par d'autres auteurs chez la tomate (Beeson, Lyon et Barrentine (1944) ; Seo,

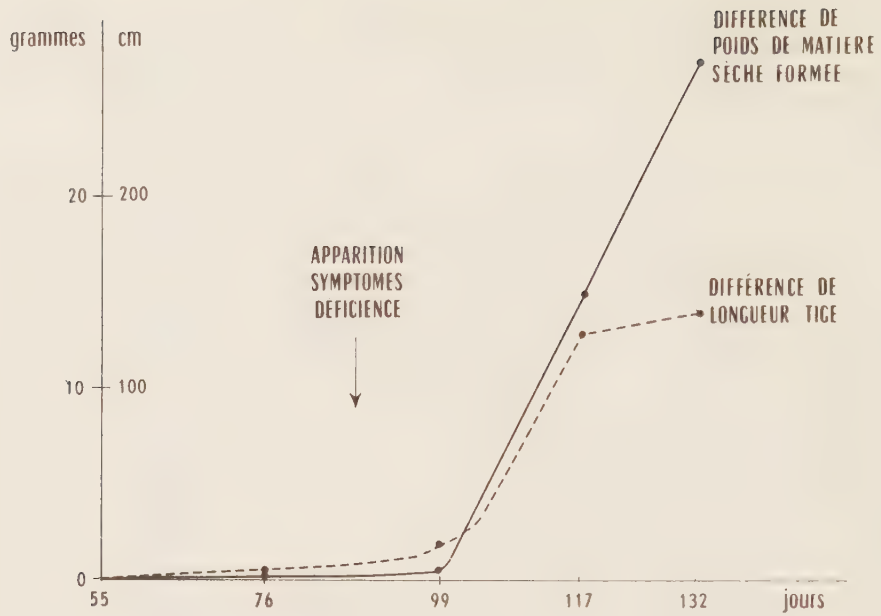

Figure 14

Solutions I et III : Evolution en fonction du temps des différences entre les poids de récolte et les longueurs de tige.

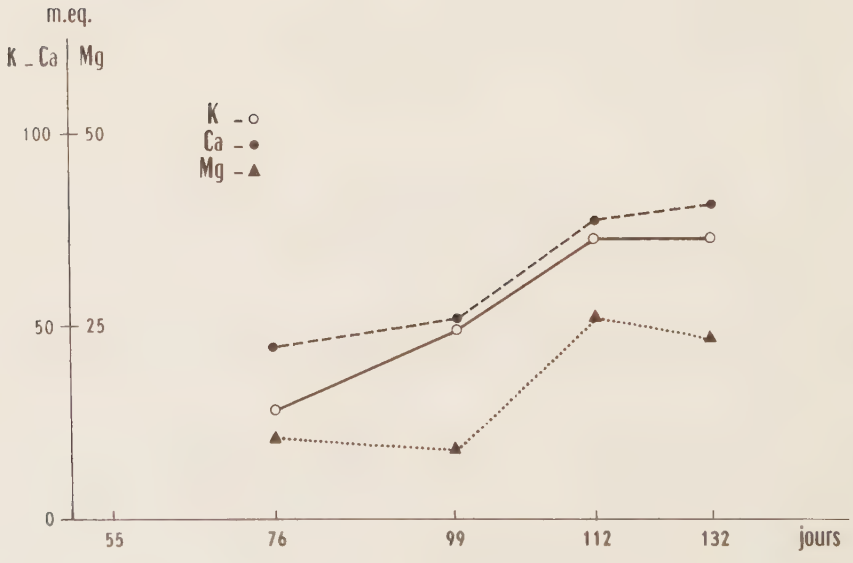

Figure 15

Solutions I et III : Evolution en fonction du temps des différences entre les taux de potassium, calcium et magnésium dans la plante entière.

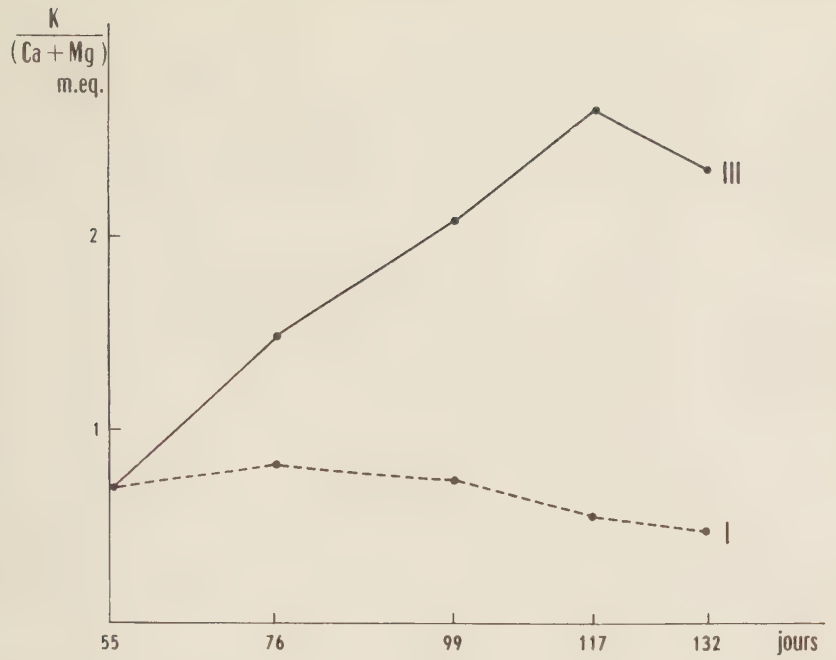

Figure 16

Solutions I et III : Evolution en fonction du temps du rapport Potassium/ alcalino-terreux dans la plante entière.

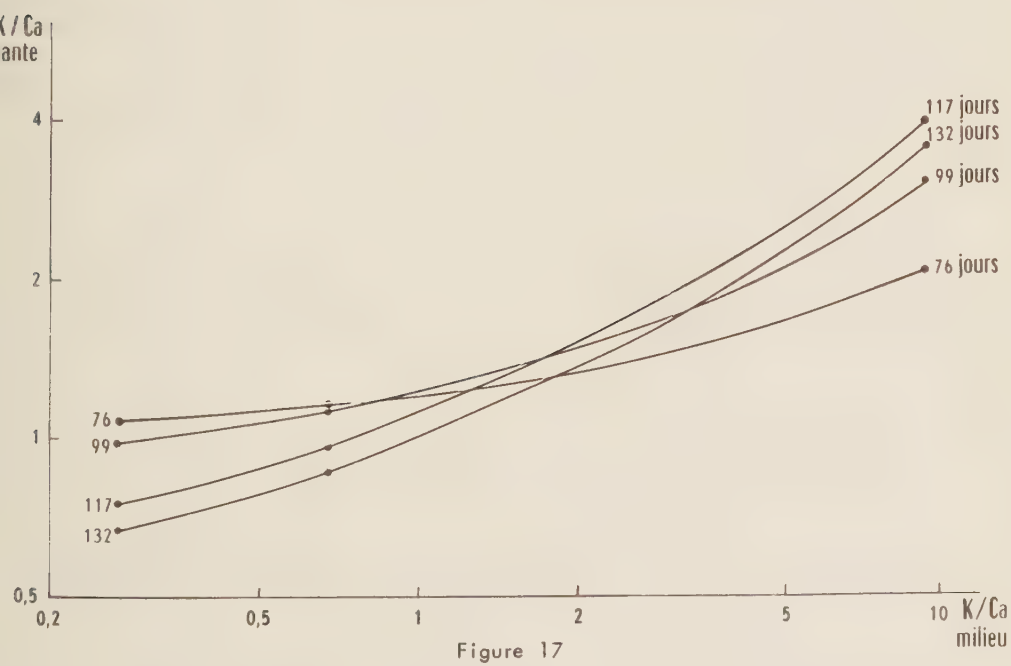

Figure 17

Relation entre le rapport K/Ca dans le milieu et le même rapport dans la plante, en fonction de l'âge (en m.eq.).

1958) et chez d'autres plantes (Laborey, 1942 ; Beeson, 1946 ; Truog et col. 1947 ; Homès, 1949 ; Scherbakov, 1947 ; Ehrler, Lange et Hamner, 1958). Si elle est ici aussi discrètement marquée, ceci est probablement dû à la valeur du rapport Ca/Mg dans le milieu. En effet, quand la concentration du calcium est supérieure à celle du magnésium, l'apport de magnésium n'aurait que peu d'effet sur les quantités de phosphore accumulé (Hunter, 1949).

Bien que la concentration en magnésium du milieu ait été abaissée dans le traitement III presque dans les mêmes proportions que la concentration en calcium, le taux de magnésium de la plante a été nettement moins affecté par cette diminution. La diminution progressive en fonction du temps du rapport Ca/Mg dans la plante entière le montre bien. On ne voit d'ailleurs pas apparaître de carence en magnésium.

L'examen des rapports entre éléments dans la plante nous a montré que :

a) Quand un rapport varie dans le milieu nutritif, il varie aussi dans la plante, et ceci généralement dans le même sens que dans le milieu.

b) A un même rapport dans le milieu, peuvent correspondre, pour un même stade de développement, des rapports différents dans la plante. Il est probable qu'il faut ici, pour l'expliquer, mettre en cause l'influence de facteurs climatiques sur l'absorption ou le transport des éléments.

Les résultats de Kidson, Watson et Hodgson (1953) ont montré que, d'une année à l'autre, les courbes de consommation peuvent non seulement être décalées, mais même changer dans une certaine mesure de forme. Les résultats d'Ansiaux (1960) vont dans le même sens.

c) Certains de ces rapports peuvent varier dans la plante en fonction du temps, alors que le rapport correspondant ne varie pratiquement pas dans le milieu (variations de l'ordre de 30 % pour N/P, traitement II ; 40 % pour Ca/Mg, traitement III ; 80 % pour K/Ca, traitement III).

Les courbes de la figure 17, tracées en coordonnées logarithmiques, expriment la relation entre le rapport K/Ca du milieu et le même rapport dans la plante en fonction de l'âge de cette dernière.

Ces courbes rappelent celles d'Olsen (1942) (Fig. 1), mais cet auteur n'envisageait la relation qu'en un instant donné, alors que nous pouvons la suivre dans le temps. Il apparaît que le milieu exerce bien une contrainte, comme l'avait constaté Olsen, mais que la force de cette contrainte évolue dans le temps : le croisement des courbes montre dans quelle mesure la plante lui cède progressivement.

IV - ETUDE D'UNE CARENCE EN CALCIUM APPARUE SUR UN MILIEU CARACTERISE PAR UNE FAIBLE CONCENTRATION EN CALCIUM ET UNE CONCENTRATION ELEVEE EN POTASSIUM

Quand on cultive la tomate "Groseille rouge" sur une solution nutritive contenant 32 mg de calcium et 612 mg de potassium par litre (traitement III), on observe une carence en calcium dont les symptômes ne sont visibles que six semaines environ après le début de l'expérience.

A - EFFETS DU TRAITEMENT III

1/ Symptômes visibles de carence

Le délai d'apparition des troubles est toujours relativement long. Il varie de 32 à 47 jours après l'application du traitement. On ne peut rien déduire de ses variations.

Par contre, deux faits importants peuvent être dégagés à partir des observations faites sur les plantes atteintes :

a) Les symptômes pathologiques présentés par les organes aériens correspondent exactement à ceux que d'autres auteurs (page 12) ont décrit dans des cas de déficience calcique chez la tomate : flétrissement et atrophie de la pousse sommitale et des pousses axillaires ; dessèchement des extrémités de feuilles et d'inflorescences en voie de croissance ; troubles graves de la fructification ("blossom - end - rot").

b) Par contre, les racines de ces plantes carencées ont un aspect et un taux de croissance comparables à ceux des plantes convenablement alimentées et restent, quand le milieu est aéré neuf heures par jour, en parfait état, alors qu'on sait que dans les cas de carence primaire en calcium, les racines sont les premiers organes touchés (Burström, 1954).

2/ Teneur en potassium et en calcium des plantes entières carencées

Les plantes carencées ont toujours un taux de calcium plus faible et un taux de potassium plus élevé que les plantes convenablement alimentées, la différence entre les deux catégories de plantes augmentant avec le temps. Mais, d'une expérience à l'autre, le taux de calcium dans la plante entière au moment de l'apparition des troubles varie notablement (0,70 à 1,15 % environ), contrairement au taux de potassium qui reste, à ce stade, sensiblement le même. Ces variations ne sont pas en rapport avec la concentration de la solution. Il en résulte que le rapport K/Ca dans la plante entière a, d'une expérience à l'autre, des valeurs nettement différentes au moment où se manifestent les premiers symptômes visibles de carence.

3/ Absorption et distribution du calcium dans les différents organes

Les résultats des expériences d'absorption en présence de calcium marqué et l'analyse des différentes catégories d'organes montrent que :

a) La vitesse d'absorption du calcium dans les racines est réduite dans le cas du traitement III, mais cette diminution est relativement faible par rapport aux plantes normalement alimentées (40 % environ au bout de 24 ou 30 heures).

b) Le taux de calcium des racines est, au 74ème jour, plus élevé et, au 117ème jour, seulement légèrement plus faible (20 % environ) que chez les tomates II.

c) Les quantités de calcium transportées vers les organes aériens et la vitesse avec laquelle cet élément se déplace le long de la tige et vers les feuilles sont réduites dans une proportion nettement plus importante que l'absorption dans les racines (Fig. 18).

d) Au moment ou apparaissent les troubles, la diminution du taux de calcium chez les plantes III est nettement plus marquée dans les feuilles de la pousse sommitale que dans les autres organes (Ca = 0,27 % pour les plantes III et 0,80 % pour les plantes II ; K/Ca = 19,7 et 5,1).

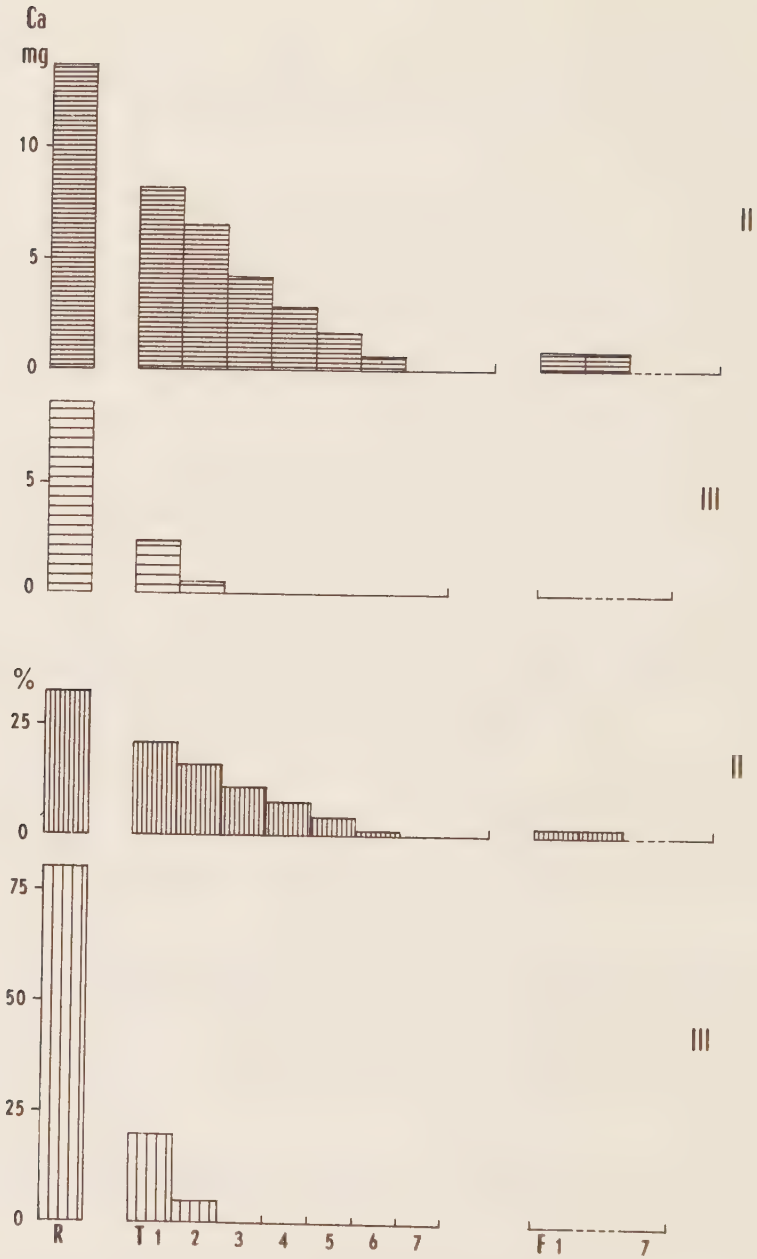

Figure 18

Solutions II et III : Répartition après 30 heures du calcium absorbé dans les différents organes de plantes âgées de 117 jours.

(Résultats d'une expérience d'absorption en présence de calcium marqué, exprimés d'une part en valeur absolue : mg par plante ; d'autre part en valeur relative : pourcentage du total absorbé).

Ces résultats sont en bon accord avec des observations anciennes de Johnston et Hoagland (1929) ; le fait de multiplier par dix la concentration en potassium dans un milieu où la concentration en calcium reste constante (20 mg/litre)(1), conduit à une diminution du taux de calcium dans les parties aériennes, mais non dans les racines.

Ils permettent de comprendre la localisation des symptômes de carence aux organes aériens jeunes en voie de croissance, les plus éloignés des racines.

B - INTERPRETATION DES FAITS

Les deux traitements étudiés diffèrent à la fois par la concentration en potassium et par la concentration en calcium et en magnésium, les trois éléments variant au sein d'une somme constante où le rapport calcium/magnésium est maintenu approximativement constant. Le calcium ne s'épuisant en aucun cas dans le milieu, les troubles de carence en cet élément observés chez les plantes du traitement III pouvaient donc être mis en relation soit avec la valeur de la concentration en calcium de la solution nutritive, soit avec celle du rapport potassium/calcium.

Or, d'une part, d'autres auteurs ont cultivé des tomates, au cours d'expériences de longue durée, sur des milieux nutritifs renouvelés, dont la concentration en calcium était encore plus faible que celle de notre solution III (15 à 20 mg de calcium par litre), mais dont le rapport potassium/calcium était beaucoup moins élevé (K^+/Ca^{++} toujours inférieur à 1,5). Ils ont obtenu ainsi d'excellents résultats et n'ont observé aucune manifestation de carence (Johnston et Hoagland, 1929 ; Robbins, 1937).

D'autre part, nos propres résultats ont montré que :

1/ Le fait de diluer environ au tiers le milieu III ne modifiait sensiblement ni la croissance, ni le comportement, ni les taux de calcium, potassium et magnésium des plantes. Il est vrai que cette observation n'est pas déterminante puisqu'elle porte sur des valeurs assez éloignées de l'optimum (respectivement le quatorzième et le cinquième de cette valeur).

2/ L'aspect et la croissance des racines des tomates du traitement III sont tout à fait comparables à ce qu'ils sont pour des plantes convenablement alimentées, et le taux de calcium dans ces racines est, à certaines époques de la vie de la plante, plus élevé que celui des plantes témoins.

Il est donc très probable que nous ayons à faire ici à une carence en calcium d'origine indirecte, induite par la valeur élevée du rapport potassium/calcium dans le milieu.

De toute manière, les expériences d'absorption en présence de calcium marqué et l'étude de l'accumulation du calcium dans les différents organes montrent bien que les troubles observés doivent être attribués à un ralentissement très net du transport du calcium des racines vers les parties aériennes et dans celles-ci et non à un défaut d'absorption par les racines.

La faible mobilité du calcium est un caractère déjà bien connu, commun à toutes les plantes (transport relativement lent ; fixation continue et

---

(1) Concentration plus faible que celle réalisée dans notre milieu III (32 mg/litre).

presqu'irréversible du calcium dans les organes adultes traversés par le courant ascendant de calcium). Elle est particulièrement marquée chez les tomates du traitement III. On comprend donc que les besoins des organes jeunes ne puissent être satisfaits à partir du moment où la tomate atteint une certaine taille, taille d'ailleurs variable en fonction des autres conditions du milieu qui exercent une influence sur la vitesse et l'intensité de ce transport.

Sans préjuger de la nature exacte des mécanismes en cause, on peut penser que ce sont des phénomènes actifs intervenant dans l'absorption et surtout dans le transport du calcium qui sont le plus fortement restreints dans les conditions réalisées par le traitement III. Le tracé de certaines de nos courbes, l'influence aussi d'une aération plus intense du milieu peut le laisser supposer. Nous pensons poursuivre nos recherches dans cette direction. Nous avons vu, en faisant le point des connaissances acquises, que les résultats des autres auteurs tendent à établir que si la pénétration du calcium dans les racines paraît dépendre surtout de phénomènes physiques, son transport vers et dans les organes aériens mettrait en jeu des phénomènes métaboliques.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le but du travail était d'étudier les effets de la solution nutritive sur la croissance et la composition minérale de la tomate "Groseille rouge" (*Lycopersicum racemigerum L.*), cultivée en aquiculture et, d'une manière plus approfondie, des troubles de carence qui apparaissent sur un milieu pauvre en calcium et riche en potassium.

La tomate "Groseille rouge" a été cultivée, en aquiculture au sens strict, sur des solutions nutritives fréquemment renouvelées, ou les concentrations de potassium, de calcium et de magnésium variaient au sein d'une somme équivalentaire constante.

Les résultats ont été obtenus dans des conditions garantissant dans tous les cas un apport suffisant en valeur absolue de tous les éléments et la constance - tout au moins approchée - de la composition du milieu nutritif. Les récoltes échelonnées ont couvert l'ensemble du cycle de végétation. Les analyses ont été faites soit sur les plantes entières, racines comprises, soit sur les différentes catégories d'organes, séparées selon leur nature et leur âge.

L'expérience de base comportait trois traitements ne différant entre eux que par les équilibres entre les cations. Les proportions réalisées entre les trois principaux cations étaient les suivantes, exprimées en pourcentage de leur somme constante en m. éq. :

	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}
I :	15	55	30
II :	30	45	25
III :	85	9	6

Les expériences complémentaires furent de deux types.

1/ Les unes visèrent :

a) à comparer les effets de deux concentrations globales différentes du milieu avec les proportions du traitement III ;

b) à préciser l'incidence sur l'interprétation des résultats de certaines conditions expérimentales :

- renouvellement de la solution nutritive ;

- alimentation minérale des plantes avant la mise en expérience ;

- suppression des racines dans l'appréciation de la composition minérale de la plante entière.

2/ Les autres portèrent spécialement sur les plantes du traitement III visiblement atteintes par une carence en calcium et étudièrent ces troubles au niveau de l'absorption et de la conduction du calcium, par l'analyse chimique et l'utilisation du calcium marqué.

Les résultats obtenus ont été d'ordre méthodologique et d'ordre physiologique. Du point de vue méthodologique, ils permettent d'établir à partir de données précises :

- la nécessité, en aquiculture, du renouvellement intégral fréquent de la solution nutritive pour des recherches physiologiques, le renouvellement partiel suffisant pour les problèmes de production ;

- la faible influence, à l'intérieur de certaines limites, de l'alimentation préalable des jeunes plantules avant la mise en expérience ;

- la part relativement importante prise par les racines dans la consommation d'éléments de la plante entière et les différences de composition minérale qu'elles présentent avec les parties aériennes.

Les résultats relatifs à la croissance et à la nutrition minérale de la tomate "Groseille rouge" cultivée sur les trois milieux étudiés ont montré que :

1/ Rien ne distingue dans leur aspect extérieur les plantes cultivées sur les solutions I et II. Leur composition élémentaire est peu différente. L'importance des mécanismes de régulation est ici bien mise en évidence.

2/ Par contre, les tomates cultivées sur la solution III, riche en potassium et pauvre en calcium sont nettement différentes des précédentes.

Pour ce qui est de la taille et du poids de récolte, la différence n'apparaît qu'au bout de plusieurs semaines, alors qu'elle est déjà sensible au bout de quelques jours pour les taux de potassium, de calcium et de magnésium de la plante entière.

Les troubles de croissance s'accompagnent des symptômes caractéristiques de la carence en calcium.

3/ Bien que la concentration en magnésium du milieu ait été abaissée dans le traitement III presque dans les mêmes proportions que la concentration en calcium, le taux de magnésium de la plante a été nettement moins affecté par cette diminution. On ne voit apparaître aucun signe de carence en magnésium.

4/ La valeur des taux d'azote et de soufre de la plante entière ne peut être mise en relation avec les variations du potassium, du calcium et du magnésium dans le milieu ni dans la plante.

Par contre, on observe une diminution du taux de phosphore chez les plantes du traitement III, diminution qui pourrait être rapprochée de celle du taux de magnésium dans le milieu et dans la plante.

5/ Les variations du rapport entre éléments dans le milieu nutritif se retrouvent dans la plante, généralement dans le même sens. Toutefois la concordance n'est pas absolue et d'une expérience à l'autre, pour un même stade de développement, à un même rapport dans le milieu, peuvent correspondre des rapports différents dans la plante. Les courbes qui expriment la relation entre le rapport Potassium/Calcium du milieu et le même rapport dans la plante entière, en fonction de l'âge de cette dernière, font apparaître la contrainte exercée par le milieu, et surtout l'évolution de cette contrainte, qui augmente avec le temps, la plante subissant de plus en plus l'influence de la composition du milieu.

L'étude plus approfondie de la carence en calcium observée, carence qui pouvait être attribuée à la faible concentration en calcium ou à la forte concentration en potassium, a fourni les précisions suivantes :

1/ Si, pour les organes aériens, les symptômes qui apparaissent, six semaines environ après le début de l'expérience, sont exactement comparables à ceux décrits par les auteurs pour la carence calcique, les racines - contrairement à ce que l'on observe en cas de carence primaire en calcium - gardent par contre toujours un aspect et un taux de croissance comparables à ceux des plantes normalement alimentées.

2/ De même, alors que le taux de potassium dans la plante entière carencée est nettement plus élevé et le taux de calcium nettement plus faible que chez les plantes convenablement alimentées (surtout chez les feuilles jeunes de la pousse sommitale : taux de calcium trois fois plus faible que chez les témoins et rapport K/Ca quatre fois plus élevé), les racines des plantes du traitement III sont, au bout de trois semaines, plus riches en calcium, et, au bout de deux mois, à peine moins riches (différence de l'ordre de 20 %) que celles des plantes témoins.

3/ Les expériences d'absorption à l'aide de calcium marqué ont montré que la vitesse d'absorption de cet élément dans les racines est réduite chez les plantes cultivées sur milieu III, mais à un degré bien moindre que son transport vers et dans les organes aériens.

En définitive, il semble bien que les troubles observés soient imputables à une carence en calcium induite par le potassium et, plus précisément, à un ralentissement de son transfert vers et dans les parties aériennes ; il serait intéressant de préciser la nature de cette action, qui implique vraisemblablement une perturbation dans le transport actif du calcium.

En conclusion, l'étude du comportement de la tomate "Groseille rouge" en aquiculture stricte nous a permis non seulement de préciser les conditions d'emploi de cette technique, mais encore de mettre en évidence, entre autres particularités, les effets de déséquilibres ioniques sur la composition minérale de cette plante, en particulier une carence en calcium induite par un excès de potassium freinant non pas tellement l'absorption, mais surtout le transport de cet élément vers et dans les parties aériennes.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON (J. R.), WITTWER (S. H.), BUKOVAC (M. J.) - Effect of electrical currents on the transport of radiocalcium (Ca^{45}) in Phaseolus vulgaris. Physiol. Plant., Vol. 14, p. 548-53, 1961.

ANSIAUX (J. R.) - Symptômes provoqués chez la tomate par une double carence cationique. Ac. Roy. Belg. Bull. Cl. Sci., 5ème série, Vol. 42, p. 664-75, 1956.

ANSIAUX (J. R.) - Les migrations des substances minérales et l'évolution de la composition ionique chez la tomate au cours de la croissance. An. Physiol. Vég. Un. Brux., Vol. 5, Fasc. 2, p. 19-260, 1960.

ARNON (D. I.), HOAGLAND (D. R.) - Crop production in artificial culture solutions and in soils with special reference to factors influencing yields and absorption of inorganic nutrients. Soil Science, Vol. 50, p. 463-85, 1940.

ARNON (D. I.), HOAGLAND (D. R.) - Composition of tomato plant as influenced by nutrient supply in relation to fruiting. Bot. Gaz., 104, p. 576-90, 1943.

ARRINGTON (L. B.), SHIVE (J. W.) - Oxygen and carbon dioxide content of culture solutions in relation to cation and anion nitrogen absorption by tomato. Soil Sci., Vol. 41, p. 341-57, 1936.

BACQ (C. M.) - Pénétration, localisation et redistribution de l'ion Ca^{++} chez Raphanus sativus L. Bull. Soc. roy. Sci. Liège, 28, p. 275-90, 1959.

BAIN (D. C.) - Relation of staking and pruning to the incidence of blossom-end rot of tomatoes. Plant Dis. Rep., Vol. 38, n° 10, p. 721-2, 1954.

BARBER (D. A.), KOONTZ (H. V.) - Uptake of dinitrophenol and its effect on transpiration and calcium accumulation in barley seedlings. Plant Physiol., T. 38, p. 60-5, 1963.

BARBIER (G.) - Influence des rapports chaux - magnésie - potasse dans le milieu nutritif sur le développement et la composition du maïs. C. R. Ac. Agri., T. 20, p. 385-90, 1934.

BARBIER (G.) - Contribution à l'étude de la nutrition minérale de la plante en fonction de la composition chimique du milieu. An. Agro., 6ème année, n° 4, p. 568-86, 1936.

BARINOV (G. V.) - Vitesse comparée de pénétration de ^{32}P et ^{45}Ca et leur mobilité dans les plantes dans les conditions de nutrition foliaire (en Russe). Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R., 125, p. 227-8, 1959.

BECKENBACH (J. R.), ROBBINS (W. R.), SHIVE (J. W.) - Nutrition studies with corn. II. - A statistical interpretation of the relation between the ionic concentration of the culture solutions and the element content of the tissus. Soil Sci., Vol. 45, p. 403-26, 1938.

BEESON (K. C.) - The effect of mineral supply on the mineral concentration and nutritional quality of plants. Bot. Rev., Vol 12, p. 424-55, 1946.

BEESON (K. C.), LYON (C. B.), BARRENTINE (M. W.) - Ionic absorption by tomato plants as correlated with variations in the composition of the nutrient medium. Plant Physiol., Vol. 19, p. 258-77, 1944.

BENSEN (D. W.) - Ion balance in tomatoes. Dis. Abstr., Vol. 19, n° 7, p. 1499, 1958.

BIDDULPH (O.), BIDDULPH (S.), CORY (R.), KOONTZ (H.) - Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plant. Plant Physiol., Vol. 33, p. 293-300, 1958.

BIDDULPH (O.), CORY (R.), BIDDULPH (S.) - Translocation of calcium in the bean plant. Plant Physiol., Vol. 34, p. 513-19, 1959.

BIDDULPH (O.), NAKAYAMA (F. S.), CORY (R.) - Transpiration stream and ascension of calcium. Plant. Physiol., Vol. 36, p. 429-36, 1961.

BLANC-AICARD (D.) - Observations sur l'équilibre cationique du végétal. Agrochemica, Vol. 17, p. 38-45, 1962.

BLANC (P.), BERTRAND (P.), LIANDER (L.) - Semi-microméthode de dosage des sulfates. Chim. An., Vol. 37, p. 305-7, 1955.

BLANCHET (R.) - Quelques aspects de l'absorption des éléments fertilisants et de leur utilisation à la croissance de la plante. C. R. 6ème Cong. Int. Sci. Sol, Paris, Sect. 4, Vol D, p. 119-28, 1956.

BROYER (T. C.), CARLTON (A. B.), JOHNSON (C. M.), STOUT (P. R.) - Chlorine, a micronutrient element for higher plants. Plant Physiol., Vol. 29, p. 526-32, 1954.

BURSTRÖM (H.) - Über antagonistische Erscheinungen bei der Kationenaufnahme des Hafers. Svensk. botan. tidskr., Vol. 28, p. 157, 1934.

BURSTRÖM (H.) - Studies on growth and metabolism of roots. X. - Investigations of the calcium effect. Physiol. Plant., Vol. 7, p. 332-42, 1954.

BUTLER (G. W.) - Ion uptake by young wheat plants. II. - The "Apparent Free Space" of Wheat roots. Physiol. Plant., Vol. 6, p. 617-35, 1953.

CALMES (J.) - Le potassium et le magnésium dans les limbes du maïs. C. R. Ac. Sci., T. 249, p. 292-4, 1959.

CLARK (H. E.) - Effect of ammonium and nitrate nitrogen on the composition of the tomato. Plant Physiol., Vol. 11, p. 5-24, 1936.

CLARK (H. E.), SHIVE (J. W.) - The influence of the pH of a culture solution on the rates of absorption of ammonium and nitrate nitrogen by the tomato plant. Soil Sci., Vol. 37, p. 203-25, 1934.

COLLANDER (R.) - Selective absorption of cations by higher plants. Plant Physiol., Vol. 16, p. 691-720, 1941.

DUCLOS (M.) - Note sur l'aquiculture de la tomate en zone équatoriale (Région de Yangambi). Bull. Agric. Congo belge, Vol. 6, p. 51-63, 1957.

EHRLER (W. L.), LANGE (A. H.), HAMNER (K. C.) - The effect of nutrient balance on the uptake transport of calcium and phosphorus by bean plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 72, p. 365-9, 1958.

EPSTEIN (E.) - The essential role of calcium in selective cation transport by plant cells. Plant Physiol., Vol. 36, p. 437-44, 1961.

EPSTEIN (E.), HAGEN (C. E.) - A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. Plant. Physiol., Vol. 27, p. 457-74, 1952.

FAWZY (H.), OVERSTREET (R.), JACOBSON (L.) - The influence of hydrogen ion concentration on cation absorption by barley roots. Plant Physiol., Vol. 29, p. 234-7, 1954.

FLEURY (P.), LECLERC (M.) - La méthode nitrovanado-molybdique de Misson pour le dosage colorimétrique du phosphore. Son intérêt en biochimie. Bull. Soc. Chim. Bio., Vol. 25, p. 201-5, 1943.

GERALDSON (C. M.) - Factors affecting calcium nutrition of celery, tomato and pepper. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., Vol. 21, p. 621-5, 1957.

GILS (A.), MOUMM (N.) - Méthodes d'analyses minérales. INEAC, série technique, n° 54, 31 p., 1958.

HANDLEY (R.), OVERSTREET (R.) - Uptake of calcium and chlorine in roots of Zea mays. Plant Physiol., Vol. 36, p. 766-69, 1961.

HELLER (R.) - Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés in vitro. An. Sci. Nat. Bot., IIème série, Vol. 14, p. 1-223, 1953.

HESTER (J. B.) - The absorption of nutrients by the tomato plants at different stages of growth. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 36, p. 720-2, 1938.

HESTER (J. B.), SHELTON (F. A.), ISAACS (R. L.) - The rate and amount of plant nutrients absorbed by various vegetables. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 57, p. 249-51, 1951.

HOAGLAND (D. R.) - Relation of the concentration and reaction of the nutrient medium to the growth and absorption of the plant. Jour. Agric. Res., Vol. 18, p. 73-117, 1919.

HOAGLAND (D. R.), BROYER (T. C.) - Accumulation of salt and permeability in plant cells. J. Gen. Physiol., Vol. 25, p. 865, 1942.

VAN HOECK (F.) - Echange de cations entre fragments de tissu végétal et solutions minérales. An. Physiol. Vég. Un. Brux., Vol. 3, Fasc. 1, p. 1-44, 1958.

HOMES (M. V.) - L'alimentation minérale du palmier à huile. INEAC, Série scientifique, n° 49, 124 p., 1949.

HOMES (M. V.) - L'alimentation minérale du cacaoyer. INEAC, Série scientifique, n° 58, 128 p., 1953.

HUNTER (A. S.) - Yield and composition of alfalfa as affected by variations in the calcium-magnesium ratio in the soil. Soil Sci., Vol 67, p. 53-62, 1949.

MAC ILRATH (W. J.) - Absorption of nutrient ions by the tomato plant at various stages of development. Proc. Iowa Acad. Sci., Vol. 63, p. 339-44, 1956.

JACKSON (J. E.), WEATHERLEY (P. E.) - The effect of hydrostatic pressure gradients on the movement of sodium and calcium accross the root cortex. J. exper. Bot., Vol. 13, p. 404-13, 1962.

JACOBSON (L.) - Maintenance of iron supply in nutrient solutions by a single addition of ferric potassium ethylene-diamine-tetra-acetate. Plant Physiol., Vol 26, p. 411-3, 1951.

JACOBSON (L.), MOORE (D. P.), HANNAPEL (R. J.) - Role of calcium in absorption of monovalent cations. Plant Physiol., Vol 35, p. 352-8, 1960.

JOHNSON (R. E.) - Investigations of calcium uptake and transport and some properties of a calcium activated adenosine triphosphatase in wheat roots. Dissert. Abstr. U. S. A., Vol. 23, p. 781-2, 1962.

JOHNSON (S. P.), HALL (W. C.) - Further studies on vegetative and fruiting responses of tomatoes to high temperature and light intensity. Bot. Gaz., Vol. 117, p. 100-13, 1955.

JOHNSTON (E. S.), HOAGLAND (D. R.) - Minimum potassium level required by tomato plants grown in water cultures. Soil Sci., Vol. 27, p. 89-108, 1929.

KAHN (J. S.), HANSON (J. B.) - The effect of calcium on potassium accumulation in corn and soybean roots. Plant Physiol., Vol. 32, p. 312-6, 1957.

KIDSON (E. B.), WATSON (J.), HODGSON (L.) - Nutrient uptake by glasshouse tomato plants. New-Zealand Jour. Sci. Technol., Série A, Vol. 35, p. 127-34, 1953.

LABOREY (F.) - Etudes expérimentales sur les courbes de poids d'Aspergillus Niger V. Tgh. en fonction de la composition du milieu nutritif. Etude particulière du coefficient d'action du magnésium. Thèse, Paris, 166 p, 1942.

LANGE (A. H.), EHRLER (W. L.), HAMNER (D. C.) - Effect of environment of the uptake transport of calcium and phosphorus by bean plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol 73, p. 349-54, 1959.

LAVOLLAY (J.) - Considérations sur la fixation et l'échange des cations chez les êtres vivants. Bul. Soc. Chim. Bio., T. 18, p. 1269-90, 1936.

LINGLE (C. J.), DAVIS (R. M.) - The influence of soil temperature and phosphorus fertilization on the growth and mineral absorption of tomato seedlings. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 73, p. 312-22, 1959.

LUNDEGARDH (H.) - Investigations as to the absorption and accumulation of inorganic ions. Lantk. Hogsk. Ann., Vol. 8, p. 234-404, 1940.

LUNDEGARDH (H.) - Die Blattanalyse - Leaf Analysis. Trad. Angl. R. L. Mitchell, Ed. Hilger, Londres, 176 p., 1951.

LYON (C. B.), BEESON (K. C.), BARRENTINE (M.) - Macroelement nutrition of the tomato plant as correlated with fruit fullness and occurence of blossom-end rot. Bot. Gaz., Vol 103, p. 651-67, 1941.

MARTIN (J. P.), HARDING (R. B.), MURPHY (W. S.) - Effects of various soil exchangeable cation ratios on growth and chemical composition of Citrus plants. Soil Sci., Vol. 76, p. 285-95, 1953.

MAUME (L.), DULAC (J.), BOUAT (A.) - Dosage rapide et précis de N, P, K, Mg, Ca par semi-microanalyse. An Ec. Nat. Agri. Montpellier, T. 23, Fasc. I, p. 5-43, 1934.

MAYNARD (D. N.), BARHAM (W. S.), Mc COMBS (C. L.) - The effect of calcium nutrition of tomatoes as related to the incidence and severity of blossom-end rot. Proc. Amer. Soc. Hortic., Vol. 69, p. 318-22, 1957.

MAZOYER (R.) - Possibilité d'emploi du versénate pour le dosage du calcium et du magnésium échangeables dans les extraits de sol. An. Agro., T. 6, p. 1009-16, 1954.

MENGEL (K.) - Der Einfluss der Donnanverteilung im freien Raum der Wurzel auf die Kationengehalte von Wurzel und Spross. Kali - Briefe, Berne, Série 3, Vol. 18, p. 1-10, 1962.

MERTZ (D.) - Effect of ethylenediamine-tetraacetic acid (EDTA) on ion uptake and retention by the protoplasmic particulates. Physiol. Plant., Vol. 14, p. 844-50, 1961.

MOORE (D. P.), JACOBSON (L.), OVERSTREET (R.) - Uptake of calcium by excised barley roots. Plant. Physiol., Vol. 36, p. 53-7, 1961.

MURNECK (A.) - Effects of correlation between vegetative and reproductive functions in the tomato, Plant Physiol., Vol. 1, p. 3-56, 1926.

NIGHTINGALE (G. T.), ADDAMS (R. M.), ROBBINS (W. R.), SCHERMERHORN (L. G.) - Effects of calcium deficiency on nitrate absorption and on metabolism in tomato. Plant Physiol., Vol. 6, p. 605-30, 1931.

OLSEN (C.) - Water culture experiments with higher green plants in nutrient solutions having different concentrations of calcium. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Série Chim., Vol. 24, p. 70-96, 1942.

OLSEN (C.) - The significance of concentration for the rate of ion absorption by higher plants in water culture. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, Série chim., Vol. 28, p. 477-83, 484-7, 1953.

OVERSTREET (R.), JACOBSON (L.) - Mechanisms of ion absorption by roots. Ann. Rev. Plant Physiol., Vol. 3, p. 189-206, 1952.

OVERSTREET (R.), JACOBSON (L.), HANDLEY (R.) - The effect of calcium on the absorption of potassium by barley roots. Plant Physiol., Vol. 27, p. 583-90, 1952.

PETERBURGSKIJ (A. V.) - Les isotopes radioactifs du phosphore et du calcium dans l'étude expérimentale de la nutrition des plantes et de l'action des engrais (en Russe). Izvest. Timirjaz. Selskokh. Akad. S. S. S. R., n° 3, p. 105-20, 1956.

PIREYRE (N.) - Contribution à l'étude morphologique, histologique et physiologique des cystolithes. Rev. Cytol. Biol. Vég., Vol. 23, Fasc. 2-3, p. 93-320, 1961.

PIREYRE (N.) - Etude de la répartition du calcium dans les feuilles du Parietaria officinalis L. C. R. Ac. Sci., Vol. 257, p. 954-6, 1963.

RAFIQ AHMAD - The role of transpiration in the absorption and translocation of mineral ions in plants, as measured with radioactive Ca and P. Dissert. Abstr. U. S. A., Vol. 20, p. 1989, 1959.

RALEIGH (S. M.), CHUCKA (J. A.) - Effect of nutrient ratio and concentrations on growth and composition of tomato plants and on the occurence of blossom-end rot of the fruit. Plant Physiol., Vol.19, p. 671-8, 1944.

RAUTERBERG (E.), LENHARD (G.) - Der Einfluss von Zusammensetzung und Konzentration der Nährlösung auf der Entwicklung von Tomaten und Kohlrabi bei der Hydrokultur. Zeits. Pflanzenernährg., Vol. 68, p. 132-41, 1955.

RIRIE (D.), TOTH (S.) - Plant studies with radioactive Ca. Soil Sci., Vol. 73, p. 1-10, 1952.

ROBBINS (W. R.) - Relation of nutrient concentration growth of the tomato and to the incidence of blossom-end rot of the fruit. Plant Physiol., Vol. 12, p. 26-50, 1937.

ROGER (L.) - Phytopathologie des pays chauds. T. 1, Ed. Lechevalier, Paris, 1126 p., 1951.

ROSE (D.), MAC CALLA (A. G.) - Effects of limiting ions on the absorption of nutrients by wheat. Can. Jour. Res., Vol. 22, Section C, p. 87-104, 1944.

SCHARRER (K.), MENGEL (K.) - Aufnahme und Verteilung der Kationen Ca, Mg, K und Na in der Pflanze bei variierter K - und Mg - Düngung sowie bei extraradikaler K - Versorgung. Plant and Soil, Vol. 12,p. 377-96, 1960.

SCHEFFER (F.), KLOKE (A.) - Nährstoffwirkung und chemische Zusammensetzung der Nährungspflanzen. Pflanzenqualität Nährungsgrundlage, 8. Sonderhheft zur Zeits. Landwirtschaftliche Forschung, p. 49-61, 1956.

SCHEIDECKER (D.) - La nutrition minérale des phanérogames parasites et des greffes. Intérêt de ces plantes comme matériel d'étude. An. biol., 4ème Série, T. 2, Fasc. 7-8, p. 307-36, 1963.

VAN SCHOOR (G. H. J.) - Les relations entre la composition élémentaire de la plante et son alimentation. An. Physiol. Vég. Un. Brux., Vol. 2, Fasc. 2, p. 7-424, 1957.

VAN SCHOOR (G. H. J.) - Nouveaux développements sur les relations entre la composition élémentaire du milieu extérieur et celle de la plante (Gossypium hirsutum L.). An. Physiol. Vég. Un. Brux., Vol. 3, Fasc. 2, p. 47-182, 1958.

VAN SCHOOR (G. H. J.) - Composition élémentaire du cotonnier en fonction des variations des proportions anioniques de la solution nutritive. An. Physiol. Vég. Un. Brux., Vol. 4, Fasc. 3, p. 89-298, 1959.

SEO (Y.), ICHIKAWA (C.) - The effect of magnesium deficiency on plant growth. IV. - Correlation between magnesium and phosphorus in crops. Bull. Fac. Agric. Univ. Miyazaki, Vol. 3 (1/2), p. 140-5, 1958.

SHCHERBAKOV (A. P.) - Physiological synergism and antogonism of magnesium iron and microelements in buckwheat plants (en Russe). Izv. Akad. Nauk. S. S. S. R., Série Biol. 3, p. 305-16, 1957.

SILBERSTEIN (L.) - Contribution à l'étude du soufre dans le sol et chez les végétaux. Ed. Jouve et Cie, Paris, 1928.

SINGH KALRA (G.) - Responses of the tomato plant to calcium deficiency. Bot. Gaz., Vol. 118, p. 18-37, 1956.

SPECHT (A. W.) - Evidence for and some implications of a variation-control mechanism in plant composition. Soil Sci., Vol. 89, p. 83-91, 1960.

TAYLOR (G. A.), SMITH (C. B.) - The use of plant analysis in the study of blossom-end rot of tomato. Proced. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 70, p. 341-9, 1957.

TIEDJENS (V. A.) - Factors affecting assimilation of ammonium and nitrate nitrogen, particulary in tomato and apple. Plant Physiol., Vol. 9, p. 31-57, 1934.

TIEDJENS (V. A.), WALL (M. E.) - The importance of potassium in the growth of vegetable plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 36, p. 740-3, 1938.

TRUOG (E.), GOATES (R. J.), GERLOFF (G. C.), BERGER (K. C.) - Magnesium Phosphorus relationships in plant nutrition. Soil Sci., Vol. 63, p. 19-26, 1947.

VALLEE (M.) - Recherches sur l'exsorption et l'absorption du rubidium par des racines excisées d'Orge. Thèse, Paris, 190 p., 1963.

VIETS (F. G.) - Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. Plant Physiol., Vol. 19, p. 466-80, 1944.

WAISEL (Y.) - The absorption of Li and Ca by barley roots. Acta. Bot. neerl., Vol. 11, p. 56-68, 1962.

WAISEL (Y.) - The effect of Ca on the uptake of monovalent ions by excised barley roots. Physiol. Plant., Vol. 15, p. 709-24, 1962.

WALL (M. E.) - The role of potassium in plants. II. - Effect of varying amounts of potassium on the status and metabolism of tomato plants. Soil Science, Vol. 49, p. 315-31, 1940.

WALL (R. F.), HARTMANN (E. L.) - Sand culture studies on the effects of added salts upon the composition of tomato plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., Vol. 40, p. 460-6, 1942.

WALLACE (A.) - Influence of soil temperature on cation uptake in barley and soybeans. Soil Sci., Vol. 83, p. 407-11, 1957.

WALLACE (A.), BEAR (F. E.) - Influence of potassium and boron on nutrient element balance and in growth of ranger alfalfa. Plant Physiol., Vol. 24, p. 664-80, 1949.

WALSH (T.), CLARKE (E. J.) - A further study of a chlorosis of tomatoes with particular reference to K/Mg relationships. Proc. Roy. Irish Ac., Vol. 50 (B), p. 245-63, 1945.

YORK (E. T.), BRADFIELD (R.), PEECH (M.) - Calcium-potassium interactions in soils and plants. II. - Reciprocal relationship between calcium and potassium in plants. Soil Sci., Vol. 76, p. 481-91, 1953.

ZHURBICKIJ (Z. I.), SHTRAUSBERG (D. J.) - Influence de la température sur l'absorption du phosphore et du calcium par les plantes (en Russe). Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R., Vol. 96, p. 1065-7, 1954.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS..... 3

INTRODUCTION..... 5

CHAPITRE UN - HISTORIQUE..... 7

I - Quelques aspects de la nutrition minérale de la tomate... 7

A - Etude générale de la nutrition minérale de la tomate en fonction du temps, en rapport avec la croissance et le développement..... 7

B - Influence de la composition du milieu nutritif (travaux concernant plus particulièrement les cations).. 9

C - Les manifestations de carence en calcium chez la tomate..... 12

II - Les rapports entre éléments dans le milieu et dans la plante..... 13

III - L'interaction potassium - calcium..... 16

IV - Absorption, transport et accumulation du calcium par les plantes..... 20

CHAPITRE DEUX - CONDUITE GENERALE DES EXPERIENCES... 23

I - Matériel végétal..... 23

II - Installations et conduite des cultures..... 23

III - Solutions nutritives..... 24

A - Préparation et formules..... 24

B - Impuretés..... 26

IV - Récoltes..... 26

CHAPITRE TROIS - TECHNIQUES ANALYTIQUES. EXPRESSION DES RESULTATS..... 27

I - Opérations préliminaires..... 27

II - Techniques..... 28

III - Précision des dosages..... 30

Pages

IV - Mesures de radioactivité..... 31

V - Expression des résultats..... 32

CHAPITRE QUATRE - EFFETS DE TROIS VALEURS DIFFERENTES DES RAPPORTS EXISTANT DANS LE MILIEU ENTRE LES TROIS PRINCIPAUX CATIONS. RESULTATS EXPERIMENTAUX..... 33

I - But et plan de l'expérience..... 33

II - Evolution du milieu nutritif en cours de culture..... 38

A - Consommation d'éléments..... 38

B - pH..... 39

III - Croissance, développement et aspect des plantes..... 39

A - Croissance en longueur, poids de récolte et teneur en eau..... 39

B - Développement et aspect des plantes..... 41

C - Variabilité individuelle..... 42

D - Conclusions..... 43

IV - Composition minérale des plantes..... 44

A - Résultats..... 44

B - Conclusions..... 47

CHAPITRE CINQ - INFLUENCE SUR LES EFFETS OBSERVES DE LA DILUTION DE LA SOLUTION NUTRITIVE, DE SON MODE DE RENOUVELLEMENT ET DE LA PRECOCITE DU TRAITEMENT. RESULTATS EXPERIMENTAUX..... 49

I - Influence de la dilution du milieu de culture sur les effets du traitement III..... 49

A - But poursuivi..... 49

B - Schéma expérimental..... 50

C - Evolution du milieu nutritif en cours de culture.... 50

D - Croissance, développement et aspect des plantes.... 52

E - Composition minérale des plantes..... 56

F - Conclusions..... 66

II - Influence de l'absence de renouvellement intégral de la solution nutritive sur la composition du milieu II et le comportement de la tomate..... 67

A - But poursuivi..... 67

B - Schéma expérimental..... 68

C - Evolution du milieu nutritif en cours de culture.... 68

Pages

D - Croissance, développement et composition minérale des plantes..... 69

E - Conclusions..... 70

III - Influence de l'application précoce du traitement III aux jeunes plantules..... 71

A - But poursuivi..... 71

B - Schéma expérimental..... 72

C - Croissance, développement et composition minérale des plantes..... 72

D - Conclusions..... 73

CHAPITRE SIX - ABSORPTION DU CALCIUM ET ACCUMULATION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM DANS LES DIFFERENTS ORGANES. RESULTATS EXPERIMENTAUX..... 75

I - But et plan de l'expérience..... 75

II - Absorption du calcium et accumulation du potassium et du calcium au 74ème jour..... 78

A - Matériel végétal..... 78

B - Absorption du calcium en présence de calcium marqué, en fonction du temps..... 78

C - Distribution du potassium et du calcium dans la plante entière et dans les différents organes..... 82

III - Absorption du calcium et accumulation du potassium et du calcium au 117ème jour..... 82

A - Matériel végétal..... 82

B - Absorption du calcium en présence de calcium marqué..... 83

C - Distribution du potassium et du calcium dans les différents organes..... 85

IV - Conclusions..... 86

CHAPITRE SEPT - DISCUSSION GENERALE DES RESULTATS..... 89

I - Validité des méthodes adoptées. Conséquences des résultats obtenus sur le plan méthodologique..... 89

A - Amplitude des variations de composition des solutions nutritives en fonction des conditions de renouvellement du milieu..... 89

B - Analyse de la plante entière et analyse des racines. 90

C - Délai d'apparition des symptômes visibles de carence. Effet d'une application précoce du traitement. 92

D - Influence de la concentration globale du milieu nutritif et méthode d'expérimentation à somme constante. 92

Pages

II - Consommation de macro-éléments en fonction du stade de développement..... 93

III - Croissance et composition minérale en fonction de la valeur des rapports entre les trois principaux cations dans le milieu..... 95

IV - Etude d'une carence en calcium apparue sur un milieu caractérisé par une faible concentration en calcium et une concentration élevée en potassium..... 98

A - Effets du traitement III..... 99

B - Interprétation des faits..... 101

RESUME ET CONCLUSIONS..... 103

BIBLIOGRAPHIE..... 107

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté

Vu et approuvé :
Paris, le 17 septembre 1964
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Marc ZAMANSKY

Vu
et Permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie
de Paris,
Jean ROCHE

IMP. LOUIS-JEAN – GAP.
Dépôt légal n° 294 – 1964